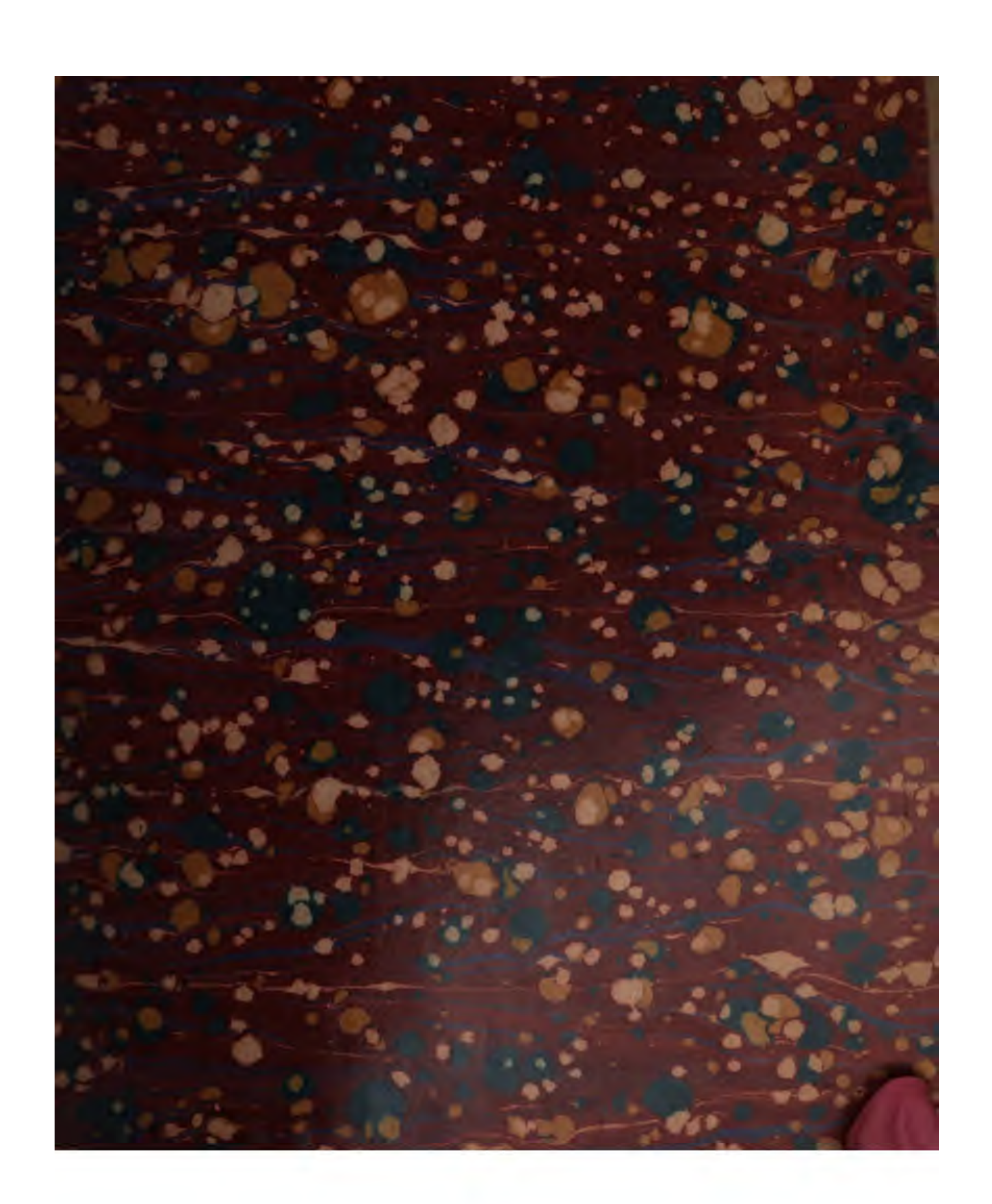
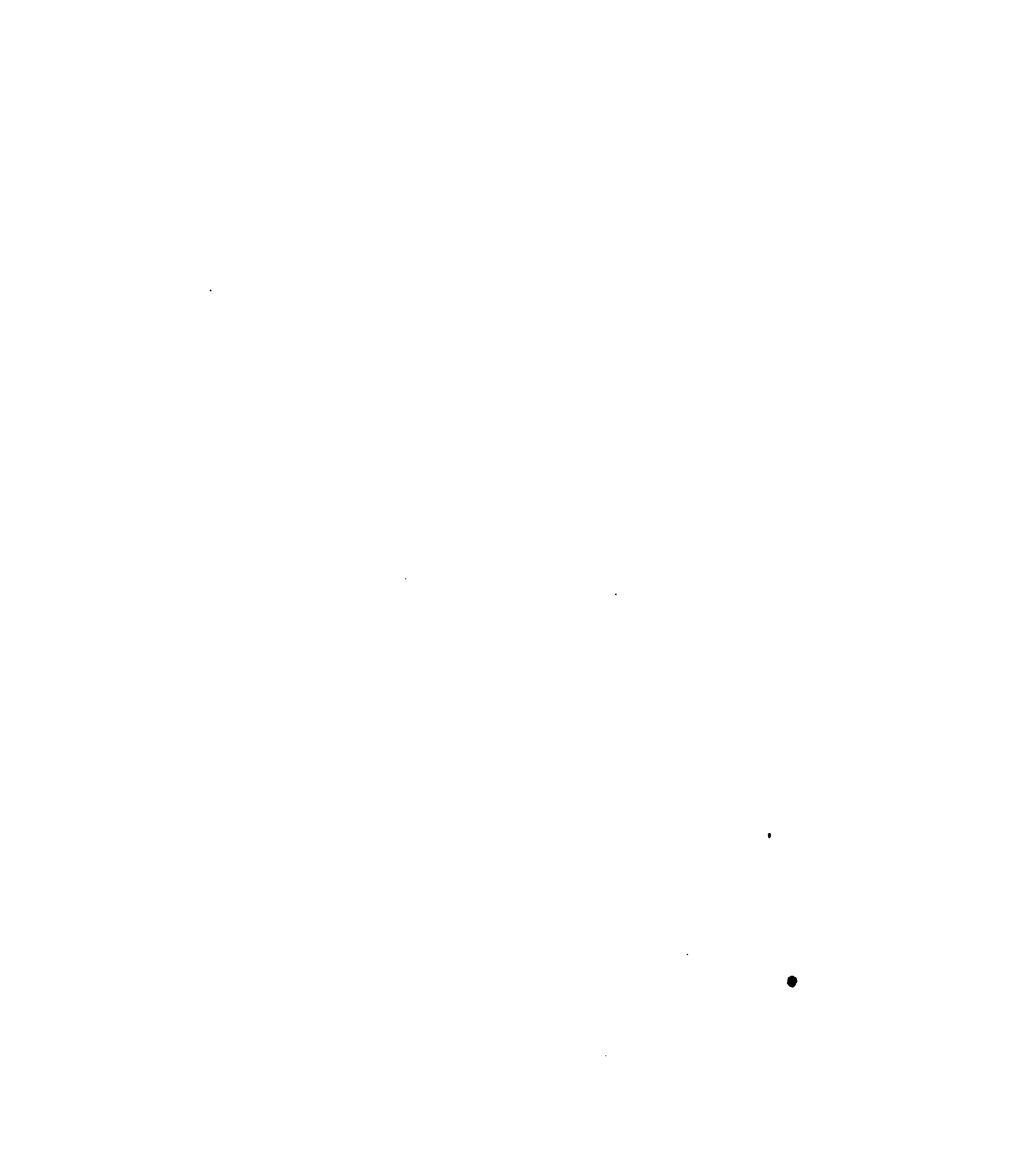

Stanford University Libraries







JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Dreiundvierzigster Band

Mit 5 lithographierten Tafeln, 1 Kurve und 82 Textfiguren.

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1906

Seite

Friedrich Czapek. Die Wirkung verschiedener Neigungslagen auf den Geotropismus parallelotroper Organe. Mit 2 Textfiguren 145

Heft 2; ausgegeben im August 1906.

Alexander Artari. Der Einfluß der Konzentrationen der Nährlösungen auf die Entwicklung einiger grüner Algen. II. Mit einer Kurve im Text 177
Vorwort 177
I. Versuche mit *Chlorella communis* n. sp. 179
1. Einleitendes 179
2. Der Nährwert verschiedener Stickstoffquellen 180
3. Der Nährwert verschiedener Kohlenstoffquellen 185
4. Vergleichende Übersicht der *Chlorella*-Arten 188
5. Zur Frage der physiologischen Rassen und Arten von *Chlorella* . 189
6. Versuche mit verschiedenen Konzentrationen von Nährstoffen . . 190
A. Konzentrationen der Stickstoffverbindungen 190
B. Konzentrationen der Zuckerarten 192
C. Konzentrationen der Dikaliumhydro- und Kaliumdihydrophosphate [K_2HPO_4 und KH_2PO_4] 198
D. Konzentrationen des Natriumchlorides [NaCl] 199
E. Konzentrationen des Magnesiumsulfats [$MgSO_4$] 199
F. Konzentrationen der allgemeinen Nährlösung 200
II. Versuche mit *Stichococcus bacillaris* 201
1. Konzentrationen der Stickstoffverbindungen 201
2. Konzentrationen der Zuckerarten 201
3. Konzentrationen der Kaliumdihydro- und Dikaliumhydrophospate 204
4. Konzentrationen des Natriumchlorides 205
5. Konzentrationen des Magnesiumsulfats 206
III. Versuche mit Flechtengonidien aus *Xantheria parietina* 206
IV. Zusammenfassung der wichtigsten Resultate 208
Literaturverzeichnis 213

Hans Kniep. Untersuchungen über die Chemotaxis von Bakterien 215
I. Einleitung 215
II. Versuchsmaterial und Methodik 220
III. Experimenteller Teil 225
1. Versuche mit Bazillus z 225
2. Versuche mit *Spirillum rubrum* 237
IV. Allgemeines 255

Hermann Bücher. Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Mit 40 Abbildungen im Text 271
Einleitung 271
A. Allgemeiner Teil 274
I. Einfache Wirkungen 274
II. Kombinierte Wirkungen 289
III. Anschließende Beobachtungen 298
Zusammenfassung der Resultate 304

Seite

B. Experimentelle Belege 307
I. Einfache Wirkungen 307
1. Horizontale Zwangslage (Versuch 1—6) 307
2. Eingegipste Objekte in horizontaler Zwangslage (Versuch 7) . 315
3. Intermittierende Reizungen antagonistischer Flanken horizontaler Objekte (Versuch 8—11) 317
4. Versuche mit gekrümmten Objekten am Klinostaten (Versuch 12—17) 322
5. Versuche mit Längsdruck auf Hypokotyle von *Ricinus* (Versuch 18) 327
II. Kombinierte Wirkungen 330
1. Gleichsinnige Wirkungen (Versuch 19—29) 331
2. Antagonistische Wirkungen (Versuch 30—39) 342
3. Erfolge bei rechtwinkligem Aufeinanderwirken von Schwerkrafts- und Krümmungsreiz (Versuch 40—44) 349
4. Versuche mit Eingipsen gekrümmter Sprosse (Versuch 45) . 353
5. Versuche mit gespaltenen Objekten (Versuch 46—48) . . . 354
III. Anschließende Beobachtungen 357
a) Verhinderung der heliotropischen Krümmung durch vertikale Zwangslage (Versuch 49) 357
b) Horizontalzug mit einseitiger Belichtung kombiniert (Versuch 50) 358
Literaturverzeichnis 359

Heft 3; ausgegeben im Oktober 1906.

Friedrich Czapek, unter Mitwirkung von **Rudolf Bertel.** Oxydative Stoffwechselvorgänge bei pflanzlichen Reizreaktionen (zwei Abhandlungen) . . . 361
I. Allgemeine Orientierung 361
II. Die Silber reduzierende Substanz der Wurzeln von *Lupinus albus* . 369
III. Die Oxydase der Wurzelspitze und die Hemmung ihrer Wirkung nach geotropischer Reizung des Organs 380
IV. Die Antifermentreaktion läßt sich nur im Verlaufe tropistischer Reizerscheinungen beobachten 403
Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse 417
V. Welche Tropismen sind von Homogentisinsäure-Ansammlung und von Antifermentreaktion begleitet? 419
a) Phototropismus 420
b) Hydrotropismus 432
VI. Die Stoffwechselvorgänge in der geotropischen Reizreaktion: Ihr allgemeiner Verlauf 436
VII. Verhalten geotropisch reizbarer Pflanzen auf dem Klinostaten . . . 452
VIII. Die Lokalisation der geotropischen Perzeptionsfähigkeit bei Keimwurzeln 456
Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse 465

E. Giltay. Über die Bedeutung der Krone bei den Blüten und über das Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten. II. Mit 3 Textfiguren 468
Versuche mit *Pelargonium* im Jahre 1905 474
Zusammenfassung für *Pelargonium* 482
Versuche mit der Klatschrose 483

Seite

Allgemeine Resultate über die Klatschrose 497
Einige allgemeine Resultate der Versuche mit Bienen 498

Heft 4; ausgegeben im November 1906.

B. Nemec. Die Symmetrieverhältnisse und Wachstumsrichtungen einiger Laubmoose. Mit 33 Textfiguren 501
I. *Fissidens* 502
II. *Dicranum scoparium* 554
Literatur-Verzeichnis 578

Eduard Strasburger. Über die Verdickungsweise der Stämme von Palmen und Schraubenbäumen. Mit 3 Tafeln 580
Figuren-Erklärung 627

Verzeichnis der Tafeln.

Tafel I und II. Pleomorphismus, Auxosporen und Dauersporen bei *Melosira*-Arten Otto Müller.

Tafel III—V. Über die Verdickungsweise der Stämme von Palmen und Schraubenbäumen. Eduard Strasburger.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichnis.

Seite

Alexander Artari. Der Einfluß der Konzentrationen der Nährlösungen auf die Entwicklung einiger grüner Algen. II. Mit einer Kurve im Text 177

Hermann Bücher. Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Mit 40 Abbildungen im Text 271

Friedrich Czapek. Die Wirkung verschiedener Neigungslagen auf den Geotropismus parallelotroper Organe. Mit 2 Textfiguren 145

Friedrich Czapek, unter Mitwirkung von **Rudolf Bertel.** Oxydative Stoffwechselvorgänge bei pflanzlichen Reizreaktionen (zwei Abhandlungen) . . . 361

E. Giltay. Über die Bedeutung der Krone bei den Blüten und über das Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten. II. Mit 3 Textfiguren 468

Hans Kniep. Untersuchungen über die Chemotaxis von Bakterien 215

Otto Müller. Pleomorphismus, Auxosporen und Dauersporen bei *Melosira*-Arten. Mit Tafel I und II und 3 Textfiguren 49

B. Němec. Die Symmetrieverhältnisse und Wachstumsrichtungen einiger Laubmoose. Mit 33 Textfiguren 501

Ernst Pringsheim. Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen 89

Siegfried Simon. Untersuchungen über das Verhalten einiger Wachstumsfunktionen sowie der Atmungstätigkeit der Laubhölzer während der Ruheperiode. Mit 1 Textfigur 1

Eduard Strasburger. Über die Verdickungsweise der Stämme von Palmen und Schraubenbäumen. Mit Tafel III—IV 580

Untersuchungen über das Verhalten einiger Wachstumsfunktionen sowie der Atmungstätigkeit der Laubhölzer während der Ruheperiode.

Von

S. Simon.

Mit einer Textfigur.

Als Ruheperioden bezeichnen wir im Verlaufe des Vegetationsprozesses der Pflanzen diejenigen Phasen, welche wenigstens äußerlich einen Stillstand der Wachstumstätigkeit erkennen lassen. Innerhalb des jährlichen Rhythmus, welchem die Vegetationstätigkeit der Holzgewächse sowie einer Reihe Stauden der gemäßigten Zone unterliegt, fällt eine solche Periode, in welcher das Wachstum der verschiedenen Organe auf ein Minimum herabgedrückt ist, mit der winterlichen Jahreszeit zusammen. Diese „Winterruhe" könnte auf den ersten Blick als eine Folge der im Winter herrschenden niedrigen Temperatur, also als eine Erscheinung aitiogener Natur, angesehen werden. Jedoch die weit zurückreickenden Erfahrungen, welche bei künstlicher Darbietung günstiger Bedingungen — bei dem sog. Frühtreiben in der praktischen Gärtnerei — gemacht wurden, ließen erkennen, daß es sich hierbei um eine Erscheinung handelt, die tief in der Organisation der Pflanze begründet ist. Denn alle diese Versuche, welche darauf hinzielten, die Ruheperiode zu überwinden, zeigten übereinstimmend, daß es zwar möglich ist dieselbe bis zu einem gewissen Grade einzuschränken, daß eine völlige Ausschaltung derselben jedoch nicht zu erzwingen ist. Sie ließen also deutlich die autogene Natur dieser Erscheinung erkennen.

Zwar haben die in jüngster Zeit von Johannsen[1]) ausgeführten Versuche, mittels vorübergehender Betäubung durch Äther oder Chloroform ein Austreiben einer Reihe von Holzgewächsen

1) Johannsen, Das Äther-Verfahren beim Frühtreiben. Jena, 1900.

während der Ruhezeit zu erzielen, gezeigt, daß dies bei sachgemäßer Handhabung der betr. Mittel sowohl zu Beginn wie am Ende der Ruhezeit möglich ist. Jedoch trat auch hier bei sämtlichen Versuchen desto schärfer das Vorhandensein einer autogenen Ruheperiode hervor, welche allerdings bei einzelnen Pflanzen zB. *Salix acutifolia* von relativ kurzer Dauer sein kann, deren Überwindung aber auch mit den angegebenen Mitteln in keiner Weise durchführbar ist.

Dies soeben Gesagte möge zur Erläuterung des Begriffes „Ruheperiode" genügen. Eine Erklärung der Entstehung derselben soll im folgenden nicht versucht werden und auch bezüglich der hierüber zurzeit herrschenden Ansichten muß auf die einschlägige Literatur[1]) verwiesen werden. Die Aufgabe dieser Zeilen soll vielmehr darin bestehen, ein Bild von der Reaktionsfähigkeit der einzelnen physiologischen Partialfunktionen in der Pflanze während der Ruhezeit zu geben und festzustellen, ob die zutage tretenden Hemmungen autogener oder aitiogener Natur sind.

Denn bekanntlich kommen nicht alle physiologischen Funktionen während der winterlichen Ruhezeit in der Pflanze zum Stillstand, sondern sie dauern teils eingeengt teils modifiziert weiter an. Was zB. den Stoffwechsel anbetrifft, so wissen wir durch die grundlegenden Arbeiten von Russow[2]), Müller-Thurgau[3]) und A. Fischer[4]), daß sich während des Winters in den Reservestoffbehältern der Holzgewächse und Knollen ein relativ reger Stoffumsatz abspielt. Dementsprechend muß auch von der ruhenden Pflanze eine gewisse Atmungstätigkeit entfaltet werden, die wie zu vermuten in einem bestimmten Verhältnis zum Stoffwechsel stehen wird. Untersuchungen über die Atmung ruhender Kartoffeln von Müller-Thurgau[3]) machen diese letztere Annahme wahrscheinlich.

Endlich können aber von der Pflanze auch eine Reihe Wachstumsfunktionen während der Ruheperiode realisiert werden. So werden — allerdings nur unter günstigen Außenbedingungen — an den während der Ruhezeit geschnittenen Stecklingen zB. gewisse Knospen

---

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1904, Bd. II, § 61, p. 269 und die dort zitierte Literatur; vergl. auch Berthold, Unters. z. Physiologie d. pflanzl. Organisation 1904, Bd. II, Kap. 5, III bes. p. 251 ff.

2) Sitzber. d. Naturforscher-Ges. Dorpat 1884, Bd. VI, p. 361 und p. 492 usw.

3) Landw. Jahrbücher 1882, Bd. XI, p. 816 und 1885, Bd. XIV, p. 851.

4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, Bd. XXII, p. 73.

zum Austreiben gebracht und auch die Bildung von Wurzeln kann an solchen Stecklingen, an denen sie normalerweise leicht einzutreten pflegt, veranlaßt werden. Ebenso ist das verletzte Cambium imstande auch während der Ruhezeit Callus zu produzieren, also die auf Wundheilung berechneten Reaktionen zu vollziehen.

Während nun die den Stoffumsatz der Holzgewächse betreffenden Tatsachen, soweit es unsere bisher immerhin noch geringen Kenntnisse erlauben, im Zusammenhang dargestellt wurden[1]), fehlt eine zusammenfassende Untersuchung über die Realisierbarkeit der einzelnen Wachstumsfunktionen während der Ruheperiode fast vollkommen. Die wenigen Tatsachen, auf welchen zB. die kurzen Bemerkungen in Pfeffers Physiologie[2]) fußen, finden sich in den später zitierten Untersuchungen über Reproduktionstätigkeit zerstreut und sind in diesen nur beiläufig aufgeführt, da sie mit den speziellen Aufgaben der betreffenden Arbeiten nichts zu tun hatten. Eine Ausnahme macht eine Arbeit von Jost[3]), in welcher dem Wachstum während der Ruheperiode ein besonderer Abschnitt eingeräumt und hierdurch zum ersten Mal eine einheitliche Behandlung einiger der besagten Erscheinungen ermöglicht wird.

Wenn ich es unternehme, eine Darstellung des Verhaltens der verschiedenen Wachstumsfunktionen der Holzgewächse während der Ruheperiode zu versuchen, so verfolge ich einmal den Zweck, möglichst alles darüber bisher bekannt gewordene, in der Literatur aber verstreute Tatsachenmaterial in einem Rahmen zu vereinigen und hierdurch zu einem einheitlichen Bilde zu verschmelzen. Dann aber wollte ich durch eigene Untersuchungen, welche sich unter anderem auch auf den zeitlichen Verlauf der einzelnen Reaktionen während der Dauer der Ruheperiode beziehen, Ergänzungen zu dem bisherigen bringen. Auf diese Weise wird es ermöglicht die Ruheperiode von einem ganz anderen Gesichtspunkte aus wie bisher zu betrachten. Sie erscheint uns dann nicht mehr als ein Zeitabschnitt vollkommener Untätigkeit, sondern lediglich als ein solcher, während dessen nur bestimmte Wachstumsfunktionen infolge der Konstellation innerer Bedingungen zum Stillstand gekommen sind, wogegen die Mehrzahl der physiologischen Funktionen,

1) A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Botan. 1891, Bd. XXII, p. 73. Niklewski, Beihefte z. Bot. Centralbl. 1905, Bd. 19, Abt. I, p. 68.

2) II. Aufl. Bd. II, p. 264 ff.

3) Bot. Ztg. 1893, Bd. LI, p. 89 u. f.

sofern nicht Hemmungen infolge der Außenbedingungen hinzukommen, ihren Fortgang nehmen.

Für diese Anschauungsweise liefert auch der zweite Abschnitt dieser Arbeit, in welchem ich die Atmung der Holzgewächse während der Hauptphasen des Jahres behandelt habe, weiteres Material. Diese letztere Partialfunktion war bisher während der Winterruhe kaum studiert worden und es fehlten deswegen einigermaßen genaue Angaben fast vollkommen. Die wenigen Untersuchungen über die Atmung während der Ruhezeit beziehen sich lediglich auf Knollen (Kartoffeln) und immergrüne Blätter, dagegen sind Holzgewächse nur gelegentlich und ungenügend behandelt. Die Untersuchungen konnten von mir nur in begrenztem Umfange angestellt werden und ich mußte auf die Entscheidung einer Reihe weiterer Fragen, welche sich im Laufe der Arbeit zB. bezüglich der Regulation der Atmung aufdrängten, verzichten. Doch werden die gewonnenen Resultate vorläufig zur Entscheidung der Hauptfrage genügen, denn sie werden zeigen, wie wenig die Atmungstätigkeit von der Ruheperiode in Mitleidenschaft gezogen wird. Ein genaues Verständnis der ermittelten Tatsachen dürfte jedoch erst ermöglicht werden, sobald uns eine klarere Einsicht in die Stoffwechselverhältnisse der ruhenden Organe gelingen wird. Doch weisen die Vergleiche der erhaltenen Atmungsresultate mit denen von den genannten Autoren über den Stoffwechsel angegebenen schon jetzt darauf hin, daß die Atmung fraglos in enger Abhängigkeit von der Menge disponibler, veratembarer Reservesubstanz steht.

I. Die Wachstumsfunktionen.

1. Knospenwachstum.

Bei der Betrachtung der Wachstumsleistungen der einzelnen Organe während der Ruheperiode liegt es nahe, mit denjenigen der im vorhergehenden Sommer produzierten Knospen zu beginnen. Die Unfähigkeit derselben, während eines gewissen Abschnittes des Winters selbst unter den günstigsten Bedingungen eine deutliche Wachstumstätigkeit zu entfalten, hat den Anlaß zur Aufstellung der Bezeichnung „Ruheperiode“ gegeben. Hierzu kam dann noch, daß man fälschlich annahm, diese äußerliche Untätigkeit spiegele gleichzeitig den Zustand des ganzen Organismus wieder. Genaue Untersuchungen ergaben dann allerdings, daß die Ruhe der Knospen

nicht so vollkommen ist. So zeigte Askenasy[1]), daß selbst während der eigentlichen Ruhezeit im Freien eine, wenn auch gegeringe, so doch meßbare Gewichtszunahme der Knospen der Süßkirsche stattfindet. Diese Massenzunahme ist allerdings vom Ende Oktober bis Anfang Dezember, also in der Hauptphase der Ruheperiode, tatsächlich gleich Null. Die weiteren Versuche dieses Autors den Einfluß der Wärme auf das Wachstum der Knospen zu ermitteln setzen leider erst Anfang Dezember ein, gestatten also noch kein Urteil, ob der angegebene Wachstumsstillstand autogener oder nur aitiogener Natur ist. Doch weisen auf eine autogene Hemmung schon die Untersuchungsresultate[2]) der Knospen hin, welche 16 Tage (vom 4. Dez. ab) in der Wärme verweilten und dort ein nur minimales Wachstum zeigten, während bei den Knospen der anfangs Januar eingestellten Zweige bereits nach 14 Tagen eine Längenzunahme von ungefähr 300% zu verzeichnen war.

Küster[3]) wiederholte die Untersuchungen Askenasys an einer Reihe im Freien befindlicher Holzgewächse (*Acer*, *Populus*, *Alnus*, *Pinus* usw.) und konnte dessen Resultate bezüglich der Massenzunahme der Knospen im Winter bestätigen. Auf Grund genauer anatomischer Untersuchungen konnte er außerdem zeigen, daß die Größenzunahme der Knospen durch Vergrößerung der im Herbst angelegten Achsen und Blattteile vor sich geht, daß aber eine Neubildung von Organen am Sproßscheitel im allgemeinen nicht stattfindet. Dagegen konnte dieser Autor gelegentlich an den bereits angelegten Achselknospen der Hauptknospen eine Neubildung von Blattanlagen nachweisen. — Man kann demnach nach diesen Untersuchungen von einem eigentlichen ausgiebigen Wachstum der soeben behandelten Knospen während einer für jede Art bestimmten Periode des Winters nicht sprechen, vor allem da dasselbe, wie schon aus den kurzen Angaben Askenasys hervorgeht, durch Darbietung einer optimalen Temperatur nicht ersichtlich verstärkt werden kann.

Dies zuletzt Gesagte bezieht sich aber nur auf die großen,

---

1) Bot. Ztg. 1877, Bd. 35, p. 793. — Die noch früher erschienenen Untersuchungen von Geleznoff (Bull. de la soc. des Naturalistes de Moscou 1851, Nr. III; Ref. in Flora 1853, p. 480) können hier übergangen werden, da sie nur den kleineren Teil der Ruheperiode (Januar—April) behandeln.

2) a. a. O., p. 825.

3) Fünfstück, Beitr. z. wiss. Botanik 1898, Bd. II, 2, p. 401, 413.

vollkommen ausgebildeten Knospen des vorhergehenden Sommers; an diesen sind auch die früheren Untersuchungen ausgeführt worden. So hat Askenasy für seine Studien hauptsächlich die Blütenknospen der Süßkirsche, Küster die Terminal- resp. Apikalknospen der bez. Bäume benutzt. Nun verhalten sich aber nicht alle an demselben Triebe befindlichen Knospen sowohl bezüglich ihrer Größe wie besonders ihrer physiologischen Funktionen gleichwertig. Nicht nur produzieren die einen Blüten, die andern nur Blätter, sondern auch in betreff der Länge ihrer autogenen Ruhe bestehen bemerkenswerte Unterschiede. Dies ist eine Erfahrung, welche man schon vor langer Zeit bei der sog. Frühtreiberei gemacht hat. Wurden nämlich bei dieser zB. *Syringa*-Pflanzen zu früh angetrieben, so entfalteten sich nur die tiefer stehenden Laubknospen, während die apikalen Blütenknospen in der Ruhe verharrten. Es währt also die autogene Ruhezeit der Blütenknospen länger wie diejenige der darunter inserierten fast gleich großen Laubknospen.

Außer diesen zuletzt genannten Laubknospen gibt es aber beim Flieder wie bei den übrigen Holzgewächsen noch weitere Knospen, welche in größerer oder kleinerer Anzahl an dem basalen Teil der Triebe inseriert sind und sich durch ihre geringe Größe von den übrigen Knospen unterscheiden. Diese kleinen Basalknospen pflegen normalerweise überhaupt infolge der von den übrigen Knospen ausgehenden Wechselwirkungen in Ruhe zu verharren und stellen später einen großen Teil der sog. schlafenden Knospen dar. Mit diesen letzteren haben sie denn auch die Eigentümlichkeit gemeinsam, nur dann auszutreiben, wenn eine Störung der sonst in dem betr. Astsystem herrschenden Korrelationen eintritt. Außerdem scheint, was uns hier am meisten interessiert, einem kleinen Teil dieser Basalknospen ebenso wie den mehrjährigen sog. schlafenden Knospen eine ausgeprägte autogene Ruhe nicht zuzukommen.

Auf letztere Tatsache hat in der wissenschaftlichen Literatur, wie ich glaube, zuerst Jost[1]) hingewiesen. Er hat gezeigt, daß an Stecklingen einer ganzen Anzahl von Bäumen unter entsprechenden Bedingungen das Austreiben von einzelnen Knospen während der Hauptruheperiode in längstens vier Wochen konstatiert werden kann. Bezüglich dieser Knospen sagt er: „Und zwar sind es im allgemeinen nicht die apikalen am stärksten entwickelten Knospen, also diejenigen, welche normalerweise zur Laubentwicklung

---

1) Bot. Ztg. 1893, Bd. 51, p. 104.

gelangt wären, sondern kleine, basale, womöglich mehrjährige etc." Jost hat also die Basalknospen und die mehrjährigen Knospen gleichzeitig behandelt und daher versäumt, auf die fundamentalen Unterschiede zwischen beiden hinzudeuten.

Auch Berthold[1]), der neuerdings in anderem Zusammenhang gezeigt hat, daß an Stecklingen jederzeit ein Austreiben der Knospen stattfinden kann, läßt das Alter dieser Knospen ganz unberücksichtigt. In seinen Ausführungen scheint es sich aber nur um die mehrjährigen Knospen zu handeln.

Tatsächlich haben wir aber streng zwischen den genannten Basalknospen und den mehrjährigen Knospen zu unterscheiden; denn die ersteren sind im vorhergehenden Sommer gebildete Knospen, die aber nicht die gleiche Höhe der Entwicklung erreicht haben wie die übrigen. Daher scheint ihnen auch zum Teil die Hemmungsvorrichtung, welche allen übrigen gleichaltrigen Knospen zukommt, ganz oder teilweise zu fehlen. Irgendwelche Hemmungsvorrichtungen[2]), über deren Natur jedoch nicht zu diskutieren ist, müssen wir schon annehmen, und zwar ist zu vermuten, daß ihre definitive Ausbildung erst nach der Beendigung der morphologischen Ausbildung der Knospe erreicht wird. Denn wir wissen ja, daß durch verschiedene Mittel (Äther, Entblättern) in der Vorruhe noch ein Austreiben der jungen Knospen veranlaßt werden kann[3]); es kann demnach zu dieser Zeit eine völlige Ausbildung der Hemmungsvorrichtung noch nicht eingetreten sein.

Vermutlich ist nun bei vielen Basalknospen die Sachlage derartig, daß es mit der weniger vollkommenen morphologischen Ausbildung der Knospen auch nicht zur definitiven Herstellung der Hemmungseinrichtung kommt, so daß günstige äußere Bedingungen dieselbe überwinden können.

Um das Verhalten der Basalknospen besser veranschaulichen zu können, möchte ich dasselbe durch ein Beispiel erläutern. Zu

---

1) Unters. z. Physiologie d. pflanzl. Organisation 1904, Bd. II, p. 231.

2) Vgl. hierüber Berthold, a. a. O., p. 229; Klebs, Willkürliche Entwicklungsänderungen 1903, p. 137. Ähnliche Gedanken schienen auch schon Askenasy (a. a. O. p. 825) vorzuschweben.

3) Eine ähnliche Erscheinung wie die Knospen in der Vorruhe zeigen übrigens auch unreife Samen, welche oft schneller keimen, als reife Samen, die erst eine Ruhezeit durchmachen müssen (vgl. Johannsen, a. a. O., p. 9). Gleiche Resultate erhielt auch Klebs (a. a. O., p. 137) und vor ihm B. Schmidt (Ber. Bot. Ges. 1901, Bd. XIX, p. 76) mit wenig ausgereiften Kartoffeln, die bereits 14 Tage nach dem Auslegen Triebe bildeten.

einem solchen eignet sich besonders gut *Syringa vulgaris*, da sich an den einsömmrigen Trieben dieser Pflanze die Blüten- sowie die großen und kleinen (basalen) Laubknospen scharf voneinander abheben. Die Spitze solcher Triebe wird von einem bis zwei Paaren Blütenknospen eingenommen, diesen folgen dann ungefähr ebensoviele große Laubknospen und endlich noch mehrere Paare kleine Laubknospen, die schon genannten Basalknospen. Zweijährige Astsysteme von *Syringa*, in Wasser gestellt und in genügend feuchte Luft gebracht, können fast zwei Monate hindurch am Leben erhalten werden und bilden daher ein sehr gutes Versuchsmaterial.

Am 21. Oktober wurden drei Partien zweijährige Astsysteme einer best. Varietät von *Syringa*[1]) in einen im Wärmezimmer des hiesigen Institutes aufgestellten Glaskasten gebracht, dessen Temperatur 25° C. betrug. Von diesen drei Partien blieb Reihe I intakt, während bei Reihe II diejenigen Teile der einjährigen Triebe, welche die Blüten- und großen Laubknospen trugen, entfernt waren. Bei der III. Reihe waren dagegen nur die großen Knospen entfernt, wogegen die Teile der Triebe, an welchen sie inseriert waren, den Stecklingen belassen waren. Während nun die intakten Zweige in Ruhe verharrten, begannen bei Reihe II die obersten Basaltknospen bereits nach 14 Tagen zu schwellen und nach 28 Tagen war die Mehrzahl derselben ausgetrieben. Ungefähr in gleicher Zeit trieben die basalen Knospen in Reihe III, nur in etwas geringerer Anzahl, wie in der vorhergehenden Reihe.

An den intakten Zweigen hatten sich keine Basalknospen entfaltet. Die Zweige boten solange ein Bild der Ruhe, bis ein kleiner Teil der Blütenknospen Ende Dezember aufbrach. Warum hier die Basalknospen nicht austrieben, ist schwer zu entscheiden. Vermutlich sind die von den großen Knospen auch während der Ruhe ausgehenden Korrelationen noch stark genug, um eine vollkommene Hemmung des Wachstums der Basalknospen herbeizuführen. Dies scheinen auch die Versuchsreihen II und III zu bestätigen, in welchen die großen Knospen beseitigt waren. Allerdings wäre es ja noch möglich, daß in diesem letzteren Fall das vorzeitige Austreiben der Basalknospen durch den Wundreiz bewirkt würde, der von den Abtrennungsstellen der betr. Organe ausgeht. Derartige

1) Für Versuche, wie der oben angegebene, dürfen naturgemäß nur ein- und dieselbe Varietät des betr. Gehölzes verwendet werden, da sich gerade die verschiedenen Varietäten bezüglich ihrer Ruheperiode sehr verschieden zu verhalten pflegen.

Erfolge sind ja durch Jost[1]) bekannt, dem es gelang, durch Verwundung Kartoffeln auch während der Ruhezeit zum Austreiben zu bringen. Meines Erachtens ist aber in unserem Fall der Wundreiz nicht das auslösende Agens für das Austreiben gewesen; denn Kontrollversuche ergaben, daß an Stecklingen, deren Kambium in nächster Nähe der Basalknospen mit Kerben und Einschnitten versehen war, doch kein Austreiben dieser Knospen erzielt werden konnte.

Gelegentlich war an Zweigen, denen der obere Teil der einsömmrigen Triebe mit den großen Knospen genommen war, eine einzelne große Knospe, wenn sie einer kleinen Knospe zufälligerweise opponiert war, stehen geblieben. In diesem Fall trieb dann die kleine Knospe aus, während die große in Ruhe verharrte. Der Wundreiz war also nicht stark genug, um die autogene Ruheperiode der großen Knospe zu überwinden. Es ist demnach auch nicht anzunehmen, daß der Wundreiz allein die kleinen Knospen zum Treiben veranlaßt.

Ähnliche Erfolge, wie durch das Entfernen der großen Knospen resp. der diese tragenden Astabschnitte kann man erzielen, wenn man Fliederzweige während der Hauptruheperiode nach der Johannsenschen Methode ätherisiert. In diesem Fall treiben, wie das bereits Johannsen[2]) angibt, die Blüten- wie die großen Laubknospen nicht aus, dagegen entfalten sich sehr bald die kleinen Basalknospen sowie z. T. auch schlafende Knospen. In unseren Versuchen geschah dies bei *Syringa*-Ästen, welche am 27. Oktober in einen feuchten Raum gebracht wurden, nachdem sie vorher 48 Stunden ätherisiert waren, bereits nach 15 Tagen. — Diese Tatsachen sind insofern nicht ganz günstig zur Beantwortung unserer Frage bezüglich der von den großen Knospen ausgehenden Wechselwirkungen, da aus ihnen nicht ganz klar hervorgeht, ob die Narkose nur die geringe in den Basalknospen noch vorhandene autogene Hemmung aufhebt oder ob sie die großen Knospen soweit schädigt, daß von ihnen keine korrelativen Hemmungen mehr ausgehen können. Vermutlich wirken hier aber beide Faktoren derart zusammen, daß, nachdem durch die Narkose in den Basalknospen die geringe Hemmung gänzlich beseitigt ist, die durch die Äther-

---

1) Bot. Ztg. 1893, Bd. 51, p. 101.

2) Das Äther-Verfahren beim Frühtreiben 1900, p. 24 und Naturw. Wochenschr. 1903, Neue Folge, Bd. II, p. 112.

wirkung gestörten (von den großen Knospen ausgehenden) Korrelationen nicht mehr stark genug sind, um das Austreiben der Basalknospen zu verhindern.

Das vorzeitige Austreiben der Basalknospen konnte außer bei *Syringa* noch bei einigen andern Gehölzen *(Quercus pedunculata, Tilia parviflora)* beobachtet werden; allerdings in viel geringerer Anzahl und erst nach längerer Zeit[1]). Gelegentlich treiben bei diesen auch Basalknospen aus, ohne daß die Apikalknospen oder die betr. Astteile entfernt sind. Fraglos gibt es noch eine ganze Reihe Gehölze, welche sich bezüglich dieser Knospen ebenso verhalten; dagegen sind andere Holzgewächse *(Fagus)* niemals während der Ruheperiode zum Austreiben zu veranlassen.

Aber nicht nur diese kleinen basalen Knospen zeigen diese geringe Ausbildung der autogenen Hemmung, sondern gelegentlich auch rel. große apikale Knospen. So konnte ich an Zweigen von *Quercus pedunculata* var. *fastigiata,* welche am 25. Oktober in den Kulturkasten gebracht waren, das Austreiben von großen Knospen, welche in nächster Nähe der Terminalknospe inseriert waren, nach 24—30 Tagen in rel. großer Anzahl beobachten. Selbst das vorzeitige Austreiben der Blütenknospe trat bei *Syringa* in den geschilderten Versuchen in einem Fall (nach 30 Tagen) ein und wird auch manchmal bei der praktischen Frühtreiberei beobachtet.

Diese angeführten Beispiele zeigen uns hinreichend, daß unter den Knospen des vorhergehenden Sommers stets einige sind, welche eine autogene Ruheperiode nicht oder doch nur in äußerst beschränktem Umfang besitzen. Es sind dies in der Regel kleine, am basalen Teil der Triebe inserierte Knospen (*Syringa*, *Tilia*, *Ulmus* usw.), können aber auch einmal größere, apikal gelegene Knospen sein. Die durchschnittliche Menge solcher vorzeitig treibbarer Knospen scheint in den einzelnen Jahren zu wechseln und es ist daher anzunehmen, daß äußere Bedingungen auf die Ausbildung der angedeuteten Hemmungseinrichtungen in den einzelnen Knospen von wesentlichem Einfluß sind. Derartige in jeder ein-

---

1) Die betr. Zweige waren am 21. Oktober in den gen. Kasten gebracht worden und entfalteten nach 40 Tagen die ersten Knospen. — Übrigens war keiner der Versuchszweige vorher dem Frost ausgesetzt gewesen, es fehlen also die diesem eigentümlichen Nachwirkungen. — Schließlich muß noch bemerkt werden, daß für derartige Versuche mit wurzellosen Ästen, die an und für sich so wenig zweckentsprechend sind, wenigstens optimale Wachstumsbedingungen geboten werden müssen, um entsprechende Erfolge erzielen zu können.

zelnen Knospe lokalisierte Hemmungseinrichtungen[1]) müssen wir schon vermuten. Würden wir dies nicht tun und dafür eine allgemeine Ruhe aller Organe annehmen, so wäre dies vereinzelte Austreiben der Knospen gar nicht erklärbar.

Wir können sogar noch weitergehen und behaupten, daß nicht einmal alle Wachstumsfunktionen in einer Knospe gleichmäßig von der Hemmung betroffen werden. Dies zeigten mir Zweige derjenigen Versuchsreihe von *Syringa*, bei welcher die großen Knospen entfernt waren. Denn überall, wo bei diesen die bereits fertigen Seitenknospen nicht beschädigt waren, trieben die letzteren in längstens 4 Wochen aus[2]). Schließlich will ich schon jetzt daran erinnern, daß bei Verwundung während der Ruhezeit von allen lebenden Geweben der Knospe reichlich Callus produziert wird. Werden einsömmrige Knospen einer Reihe Holzgewächse (zB. *Tilia*, *Aesculus*, *Syringa*) vom Aste abgetrennt und in einer feuchten Kammer aufbewahrt, so bilden sie an der Schnittfläche schnell und reichlich Callus[3]) und zwar geschieht dies bei Beginn der Ruheperiode wenig langsamer wie kurz vor Entfaltung der Knospen. Ein Wachstum dieser isolierten Knospen findet übrigens während der eigentlichen Ruheperiode nicht statt. — Die angenommene Hemmung besteht demnach nur für das Wachstum der Hauptachse der Knospe, während für das Wachstum der Nebenorgane und selbst für dasjenige der einzelnen Gewebe (bei der Callusbildung) kein Hindernis vorliegt.

Von einem andern Gesichtspunkte aus müssen wir das Austreiben der mehrjährigen sog. schlafenden Knospen während der Ruheperiode betrachten. Diese gehen, wie schon gesagt, entweder wie zB. beim Flieder aus den ehemaligen kleinen Basalknospen hervor, die vermutlich infolge ihrer geringen Größe und ihres dichten Anliegens an die tragende Achse besser geschützt sind und daher eine Reihe von Jahren am Leben bleiben können. Dann werden die schlafenden Knospen von allen nicht austreibenden, großen wie kleinen Knospen der Langtriebe gebildet. Diese großen primären Knospen (zB. bei *Populus* und *Salix*) sind weniger widerstandsfähig; sie fallen bald ab und dafür entwickelt sich das zwischen

1) = Arretierungsvorrichtungen Bertholds vgl. a. a. O., p. 229.

2) Diese Tatsache würde mit den auf p. 5 zitierten anatomischen Befunden von Küster harmonieren.

3) Vgl. hierüber auch Rechinger, Verhandl. d. zool. botan. Ges. Wien 1893, Bd. 43, p. 310 ff.

ihren äußersten Knospenschuppen bereits angelegte Paar Seitenknospen (sekundäre schlafende Knospen), welches wieder eine bestimmte Anzahl von Jahren am Leben bleibt. Dies mag zur Charakterisierung der bei den schlafenden Knospen herrschenden Verhältnisse genügen, die von Vöchting in seiner Organbildung[1]) eingehend behandelt sind.

Ein Austreiben dieser sich normalerweise nicht entfaltenden Knospen erfolgt nur dann, wenn irgend eine Störung im Gleichgewicht des betreffenden Astsystems eintritt, wenn also zB. der über den Knospen stehende Teil des Astes entfernt resp. dicht über der Knospe geringelt wird, was dem ersteren ja in theoretischer Hinsicht gleichkommt. Schneidet man nun von Ästen, welche derartige schlafende Augen tragen, Stecklinge, so ist an denselben, sobald sie unter günstige Außenbedingungen gebracht werden, auch während der Ruheperiode stets nach Verlauf von einiger Zeit ein Austreiben zu erzielen.

Das Verhalten dieser schlafenden Knospen ist leichter verständlich, wie dasjenige der einsömmrigen Basalknospen. Denn bei den schlafenden Knospen ist die Ruhe ja nur in der Organisation des Sprosses begründet, die autogene in der Knospe lokalisierte Hemmung dagegen längst beseitigt. Die Knospen befanden sich eben infolge der in dem Astsystem herrschenden Wechselwirkungen in einem Zustand „gezwungener Unwirksamkeit“[2]), welcher durch den gewaltsamen Eingriff aufgehoben wurde.

Für die Beobachtung der zeitlichen Dauer des Austreibens während der verschiedenen Phasen der Winterruhe sind die Basalknospen wenig brauchbar, da ihr Austreiben sehr unregelmäßig geschieht, was nach dem vorher Gesagten verständlich ist. Dagegen eignen sich die mehrjährigen Knospen besonders gut für derartige Versuche, da sie gut und gleichmäßig reagieren und vor allem das ganze Jahr hindurch benutzt werden können[3]). Beobachtet man nun an Stecklingen, welche solche Knospen besitzen, das Austreiben zu den verschiedenen Jahreszeiten, so kann man stets konstatieren, daß dasselbe im Winter merklich langsamer vor sich geht, wie zu einer anderen Jahreszeit. Um dies zu illustrieren, will ich einige Belege geben.

---

1) Vgl. besonders Bd. I (1878), p. 43 ff.

2) Vgl. Johannsen, a. a. O., p. 8.

3) Es ist natürlich erforderlich, bei derartigen Beobachtungen stets Knospen derselben Dignität (nach Vöchting) zu vergleichen, also entweder nur primäre oder nur sekundäre usw. Knospen.

Für die Versuche wurden von der betreffenden Art jedesmal zwölf ca. 20 cm lange Aststecklinge in Töpfe gesteckt, welche mit feuchtem Sand gefüllt waren. Diese wurden dann in den schon genannten verdunkelten Glaskasten gebracht, der feucht gehalten wurde und die konstante Temperatur von 25° C. aufwies. Die Daten beziehen sich auf den Tag, an welchem ein deutliches Austreiben der Knospen an der Mehrzahl der Stecklinge zu konstatieren war.

Populus alba var. *pyramidalis.*

4—6jährige Stecklinge (sekundäre Knospen).

Beginn des Versuches	Austreiben der Knospen	Tage
31. X. 04	20. XI. 04	20
17. XII. 04	1. I. 05	15
22. VI. 05	23. VI. 05	6

Platanus orientalis.

2—4jährige Stecklinge (sekundäre Knospen).

Beginn des Versuches	Austreiben der Knospen	Tage
22. I. 04	11. II. 04	20
5. V. 04	18. V. 04	13
31. X. 04	21. XI. 04	21
17. XII. 04	6. I. 05	20

Diese Zahlen zeigen zur Genüge, daß das Austreiben dieser schlafenden Knospen ebenfalls von der Ruheperiode beeinflußt wird, daß also der Zustand einiger anderer Organe, die eine autogene Ruhe besitzen (wie zB. das Kambium usw.), doch eine gewisse Wirkung ausübt. Bei *Populus alba,* wo die Ruheperiode schon im Dezember zu Ende geht, ist in diesem Monat bereits ein bedeutend schnelleres Austreiben der Knospen zu verzeichnen. Dagegen zeigen *Platanus*-Stecklinge ein annähernd gleich langsames Austreiben in den Monaten Oktober bis Februar entsprechend ihrer längeren Ruheperiode.

Rekapitulieren wir noch einmal im Zusammenhang das Verhalten der verschiedenen Knospen während der Ruheperiode, so können wir sagen, daß eine eigentliche autogene Ruhe nur den einjährigen Knospen zukommt. Auch von diesen machen noch einige weniger vollkommen ausgebildete Knospen, besonders die Basalknospen, eine Ausnahme. Dagegen ist die Ruhe der mehrjährigen

Knospen lediglich aitiogen, weist nur eine geringe Beeinflussung von seiten der ruhenden Organe auf und kann jederzeit durch die entsprechenden Mittel aufgehoben werden.

2. Wurzelwachstum.

Nachdem wir im vorhergehenden das Verhalten des Knospenwachstums oder, was schließlich das Gleiche wäre, dasjenige des Längenwachstums der oberirdischen Sprosse der Holzgewächse betrachtet haben, ist jetzt das Nächstliegende die Abhängigkeit des Längenwachstums der Wurzeln von der Ruheperiode zu besprechen. Die bisher vorliegenden Angaben, welche sich auf die Periodizität des Wurzelwachstums beziehen, widersprechen sich zum Teil. Sie sind hauptsächlich auf die Ermittelung der großen Periode der Wurzelbildung gerichtet. Da nur die Verhältnisse im Freien berücksichtigt sind und daher eine Unterscheidung von autogener und aitiogener Ruhe nicht durchgeführt ist, sind sie speziell für unsere Zwecke nicht direkt brauchbar; sie geben uns jedoch, wie z. B. die von Resa[1]) wichtige Fingerzeige auch für die Lösung unserer Frage.

Eine große Periode des Wurzellängenwachstums resp. der Wurzelneubildung wird von Wieler[2]) nur für das Frühjahr, von Resa und Petersen[3]) dagegen — und zwar nach den mitgeteilten Protokollen mit Recht — außerdem noch für den Herbst angenommen. Die neuerdings von Hämmerle[4]) an *Acer Pseudoplatanus* durchgeführten Untersuchungen sowie die gleichzeitig erschienenen Studien von Büsgen[5]) machen es sehr wahrscheinlich, daß tatsächlich jährlich zwei Hauptwachstumsperioden für die Wurzeln bestehen. Hiernach beginnt das Wachstum der Wurzeln in den ersten Tagen des April und klingt gegen den Juli hin in der Hauptsache aus. Eine zweite große Periode beginnt im Oktober resp. früher und pflegt bis zum November spätestens bis Dezember anzudauern. In den Monaten Januar bis März befindet sich nach Hämmerle bei *Acer* das Wurzelsystem in Ruhe. Doch konnte Resa[6]) bei *Picea, Aesculus, Tilia* und *Alnus* im Dezember, bei *Aesculus* sogar noch im Januar

1) Über die Periode der Wurzelbildung. Dissertation Bonn, 1877.

2) Cohns Beiträge 1893, Bd. 6, p. 101.

3) Danske vidensk. selsk. forhandl. 1898, Nr. 1. Ref. im Bot. Centralbl. 1898, Bd. 75, p. 272.

4) Fünfstücks Beitr. z. wiss. Botan. 1901, Bd. IV, p. 149, bes. p. 159.

5) Allg. Forst- und Jagdzeitung v. Lorey. August- u. Septemberheft 1901. Vgl. auch Arn. Engler, Mitt. d. schweiz. Zentralanst. f. d. forst. Vers.w. VIII. 247—317, 1903.

6) a. a. O., p. 25—32.

frische Wurzelbildung konstatieren, während im Februar bereits wieder die neue Wurzelproduktion begann. Diese Resultate sind sicherlich durch die milde Temperatur der betreffenden Gegend (Bonn) zu erklären, sie zeigen aber gleichzeitig, daß die Ruheperiode der Wurzeln im Winter nicht als Folge der autogenen Periodizität allein, sondern in noch stärkerem Maße als Folge der Außenbedingungen anzusehen ist, daß sie also z. T. wenigstens aitiogener Natur ist. Auch die Angabe Hämmerle's[1], daß an Wurzeln von *Corylus avellana* im Januar ein Längenwachstum wahrnehmbar war, läßt die Realisierbarkeit desselben auch für die übrigen Phasen der Winterruhe möglich erscheinen.

Bezüglich dieser letzteren Frage sind direkte Untersuchungen nur beiläufig von Wieler[2]) an Topfpflanzen angestellt worden. Dieser Autor konnte unter entsprechenden Bedingungen bei *Salix* ein Weiterwachsen der vorhandenen Wurzeln in den Wintermonaten Dezember bis Februar konstatieren, während dies bei einer Reihe anderer Holzgewächse nicht der Fall war. Allerdings scheinen sich diese Pflanzen nicht unter denselben günstigen Bedingungen befunden zu haben und dann wäre das negative Resultat nicht wunderbar.

Ich selbst habe zur Klärung dieser Frage nur wenige Versuche und zwar erst in jüngster Zeit unternommen. Obwohl diese Versuche also noch nicht abgeschlossen sind, werden die bisher vorliegenden Resultate doch schon zur Lösung unserer Frage beitragen können. — Für diese Versuche wurden eine Reihe meist zweijähriger aus der Baumschule stammender Gehölzpflanzen (*Populus canadensis, Quercus pedunculata, Tilia parviflora, Syringa vulgaris*) benutzt, welche Ende September unter möglichster Schonung der Wurzeln in Töpfe gepflanzt waren. Die Wurzeln wiesen zu dieser Zeit kein nennenswertes Wachstum auf. Ende Oktober vor Eintritt der Nachtfröste wurden je 3 Exemplare jeder Art in ein großes Warmhaus gebracht, dessen Durchschnittstemperatur 15° C. betrug. Am 14. November zeigten sämtliche Exemplare von *Populus canadensis* einige kräftige Triebwurzeln, die in der Folge weiterwuchsen und Nebenwurzeln bildeten. Die drei *Syringa*-Pflanzen brachten zwar keine größeren Wurzeln hervor, dagegen wuchs bei ihnen ein Teil der kleinen Faserwurzeln langsam weiter. Die Wurzeln der *Tilia*-Exemplare blieben zuerst in Ruhe; dann wuchsen an einem Exemplar in den ersten Tagen des Dezembers mehrere große Triebwurzeln hervor. Von den beiden anderen Exemplaren folgte das eine Ende

1) a. a. O., p. 168. 2) a. a. O., p. 101.

Januar, das andere Anfang Februar in der Neubildung mehrerer Wurzeln. Die Wurzelsysteme der *Quercus*-Exemplare blieben in Ruhe; nur an einer einzelnen verletzten Wurzel einer Pflanze sproßten Anfang Februar einige frische Wurzeln hervor.

Die Ergebnisse dieser wenigen Versuche im Verein mit den zitierten Angaben Wielers zeigen bereits, daß das Weiterwachsen resp. die Neuentstehung von Wurzeln während der Ruheperiode nicht zu den Unmöglichkeiten gerechnet werden darf. Unter einigermaßen günstigen Bedingungen vermögen jedenfalls viele wenn auch nicht alle[1]) Holzgewächse auch während der tiefsten Ruhe der einsömmrigen Knospen Wurzeln zu bilden. Eine gewisse allerdings meist kurze Ruheperiode wird man aber auch dem Wurzelsystem dieser Pflanzen nicht absprechen können, das zeigt zB. das Verhalten der *Tilia*-Pflanzen, die immerhin mindestens 5—6 Wochen im Warmhaus verweilen mußten, ehe die Wurzeln sich zeigten. Doch ist diese Ruhe weniger ausgeprägt, wie bei den einsömmrigen Knospen, wohl auch leichter durch die Außenbedingungen der vorhergehenden Vegetationsperiode verschiebbar und daher bei den einzelnen Individuen weniger gleichmäßig. Vielleicht beruht sie auch noch z. T. auf den vom ruhenden Sproßsystem ausgehenden Wechselwirkungen.

Meine Untersuchungen bezweckten aber weniger neues Material über die normale Wurzelbildung zu sammeln, sondern waren besonders auf die Produktion der Wurzeln an Stecklingen gerichtet. Es ist seit langer Zeit bekannt[2]), daß an Aststecklingen in gleicher Weise wie die Triebe aus schlafenden Knospen auch Wurzeln entwickelt werden. Diese entstehen, wie Vöchting dies in seiner Organbildung (I, p. 24) eingehend ausgeführt hat, aus Anlagen, welche in der Rinde verborgen sind; gelegentlich auch als Neubildungen. Auch ihr Erscheinen während der Ruheperiode ist vermutlich schon lange bekannt, in der Literatur ist diese Tatsache dagegen wohl nur von Jost[3]) und neuerdings Berthold[4]) beiläufig berührt worden.

Bei der Beobachtung dieser Wurzelbildung kam es mir in erster Linie wieder darauf an, die zeitliche Dauer des Erscheinens der Wurzeln in den verschiedenen Phasen festzustellen und so zu ermitteln, ob ein Einfluß der autogenen Ruheperiode vorhanden ist.

1) In unseren Versuchen zB. *Quercus pedunculata*, bis auf den einen oben genannten Ausnahmefall.

2) Vgl. zB. Trécul, Annales d. Sc. Nat. Bot. 1846, III. Sér., T. 6, p. 303.

3) Bot. Ztg. 1893, Bd. 51, p. 104.

4) a. a. O., Bd. II, 1, p. 231, 236 f.

Die Stecklinge standen zu diesem Zwecke in Gläsern, welche einige cm hoch mit Wasser angefüllt waren. Da das Licht eine starke Hemmung auf die Wurzelbildung ausübt[1]), wurden die Stecklinge wieder vollkommen dunkel in dem früher beschriebenen Glaskasten kultiviert. Als Beginn der Wurzelbildung ist in den folgenden Tabellen immer der Tag angegeben, an welchem bei der Mehrzahl der Stecklinge die Wurzeln erschienen, was meist sehr regelmäßig geschah. Für jeden Versuch wurden mindestens 12 Stecklinge verwendet.

Populus nigra.

4—8 jährige Stecklinge.

Beginn des Versuches	Erscheinen der Wurzeln	Tage
14. VI. 04	19. VI. 04	5
3. XI. 04	17. XI. 04	14
17. XII. 04	1. I. 05	15
6. II. 05	16.—18. II. 05	10—12
4. V. 05	10. V. 05	6
17. VII. 05	21. VII. 05	4
23. X. 05	2. XI. 05	10

Populus alba var. pyramidalis.

3—7 jährige Stecklinge.

Beginn des Versuches	Erscheinen der Wurzeln	Tage
18. XII. 03	5.—8. I. 04	18—21
19. I. 04	8. II. 04	20
29. IV. 04	12. V. 04	13

Ampelopsis quinquefolia.

1 jährige Stecklinge.

Beginn des Versuches	Erscheinen der Wurzeln	Tage
18. XII. 03	22. I. 04	35
28. IV. 04	14.—20. V. 04	16—22

Wie aus diesen Tabellen hervorgeht, ist der Einfluß der Ruheperiode auf die Schnelligkeit der Wurzelentwicklung am Steckling unverkennbar. Besonders stark tritt dies bei *Ampelopsis* und *Populus*

1) Vgl. Vöchting, Organbildung 1878, Bd. I, p. 152.

nigra, weniger stark aber ebenfalls deutlich bei *Populus alba* hervor. Ein zweiter Unterschied zwischen Ruhezeit und Vegetationszeit, welcher aber in den Tabellen nicht vermerkt ist, liegt in den Mengenverhältnissen der produzierten Wurzeln. Bei *Populus nigra* und *alba* war die Menge der vom Steckling in den Wintermonaten gebildeten Wurzeln bei weitem geringer, oft nur halb so groß, wie im Frühjahr resp. Sommer. Nur bei *Ampelopsis* war der Unterschied weniger auffallend, jedoch auch vorhanden.

Obwohl also die Ruhezeit die Entstehung von Wurzeln am Steckling nicht verhindert, macht sie sich doch insofern bemerkbar, als sie die Schnelligkeit ihrer Entwicklung hemmt, sowie die Massenproduktion derselben herabdrückt. Übrigens scheint die Menge der Wurzeln wie besonders die Schnelligkeit ihres Erscheinens in den einzelnen Wintern verschieden zu sein (vgl. in der Tabelle *Populus nigra* den Versuch vom 3. XI. 04 und 23. X. 05). Dies hängt vermutlich mit der jeweiligen Beschaffenheit der betr. Bäume resp. den vorher herrschenden Außenbedingungen zusammen.

3. Dickenwachstum.

Über die Periodizität des sekundären Dickenzuwachses der Holzgewächse[1]) liegt eine große Anzahl genauer Arbeiten vor, sodaß ich auf diese nur kurz hinzuweisen brauche. Die Kambialtätigkeit beginnt nach R. Hartig[2]) und Straßburger[3]) meist Ende April (resp. Anfang Mai) im Anschluß an die Triebbildung, nach Gulbe[4]) auch oft erst nach erfolgter Belaubung[5]). Sie nimmt nach letzterem Autor in den jungen Asten ihren Anfang, geht dann abwärts in den Stamm, die Hauptwurzel und die übrigen Wurzeln. Zwischen dem Beginn der Kambialtätigkeit in den jungen Ästen und den

1) Vgl. hierüber auch die Zusammenstellung bei Büsgen, Bau und Leben unserer Waldbäume, 1897, p. 62 ff.

2) Das Holz der Rotbbuche, 1888, p. 51. Vgl. auch Das Holz der deutschen Nadelwaldbäume, 1885, p. 36 ff.

3) Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen, 1891, p. 482, 499 ff.

4) Botan. Centralbl. 1889, Bd. 38, p. 487; Bd. 40, p. 43.

5) Diese Angabe kann ich durch eine Beobachtung meinerseits bestätigen. Ende April 1904 zeigte *Aesculus neglecta*, obwohl drei Wochen seit der Entfaltung der Triebe verstrichen waren und diese bereits Blütenknospen aufwiesen, in zwei- und mehrjährigen Ästen noch kein Dickenwachstum (vgl. diese Arbeit p. 42). Demnach scheint sich bei einzelnen Holzgewächsen das Dickenwachstum sehr langsam von den einjährigen Trieben aus nach abwärts zu verbreiten.

jungen Wurzeln vergehen oft 4—5 Wochen, sodaß die jungen Wurzeln oft erst das Dickenwachstum gegen Ende Juni aufnehmen. Der Dickenzuwachs des Holzkörpers findet im Stamm während des August[1]), in den Wurzeln[2]) dagegen entsprechend später meist im Oktober seinen Abschluß; auch der Zuwachs der Rinde erlischt selten vor dem Ende der Vegetationsperiode. Überhaupt scheint die Periodizität des Dickenwachstums in der Wurzel lange nicht so stark ausgeprägt zu sein, wie im Stamme. Dies zeigt eine Beobachtung von Mohl[3]), welche besagt, daß der Holzring der Wurzel einiger Laubbäume im Dezember und Januar noch nicht vollständig ausgebildet war. Diesem Resultat traten zwar Th. Hartig[4]) und Russow[5]) entgegen, die dies Verhalten als Abnormität bezeichneten. Für uns hat diese Beobachtung Mohls trotzdem insofern einen gewissen Wert, als sie uns zeigt, daß die Möglichkeit einer Fortdauer des Dickenwachstums der Wurzel während der Ruheperiode ebenso gut angenommen werden kann, wie dies für ihr Längenwachstum geschehen konnte.

Das Dickenwachstum des Stammes besitzt dagegen, wie wir gesehen haben, eine stark ausgebildete und abgegrenzte Ruheperiode. Es fragt sich hier nur, ob nicht durch gewisse Eingriffe eine Überwindung derselben möglich, oder ob wirklich wie bei einsömmrigen Knospen nur eine Einschränkung derselben zu erzielen ist. Im ersteren Falle wäre diese Ruheperiode, wenn auch nicht als direkte Folge der äußeren Verhältnisse, so doch vielleicht als indirekte, als eine Folge der beendeten Reservestoffproduktion resp. des infolge des Abstoßens der Anhangsorgane (Blätter) veränderten Stoffwechsels aufzufassen. Im zweiten Fall müßten wir sie dagegen ebenso wie diejenige der Knospen auf autogene Ursachen zurückführen.

Um dieser Frage nähertreten zu können, ist es notwendig noch einmal den Beginn der Kambialtätigkeit zu betrachten. R. Hartig[6]) und Straßburger[7]) berichten mehr beiläufig, daß dieselbe meist

1) Vgl. Strasburger, a. a. O., und R. Hartig, a. a. O. Vgl. auch Jost, Ber. Bot. Ges. 1892, Bd. X, p. 587, besonders p. 596.
2) Vgl. Petersen, Bot. Centralbl. 1898, Bd. 75, p. 272, und Gulbe, a. a. O.
3) Bot. Ztg. 1862, Bd. 20, p. 312, 318.
4) Bot. Ztg. 1863, Bd. 21, p. 288.
5) Dorpat. Sitzber. 1884, Bd. VI, p. 383.
6) a. a. O., p. 51.
7) a. a. O. 482, 499 usw.

im Anschluß an die Triebbildung beginnt, ohne jedoch dem Zusammenhang zwischen Kambialtätigkeit und Triebbildung größere Aufmerksamkeit zu schenken. Nachdem dann Wieler[1]) an Stecklingen festgestellt hatte, daß die Kambialtätigkeit im zeitigen Frühjahr stets an der Ansatzstelle der jungen Sprosse beginnt, machte erst Jost[2]) in seiner schon mehrfach zitierten Arbeit diese Vorgänge zum Gegenstand besonderer Untersuchungen. Er kam zu dem Resultate, daß unter allen Umständen eine innige Beziehung der erneuten Holzbildung zu den Anhangsorganen vorhanden ist. Besonders lehrreich sind Josts Versuche unter Lichtabschluß. Er fand bei den untersuchten jungen Bäumen, daß, sofern nicht alle Reservestoffe durch die Blattbildung aufgebraucht wurden, Holzbildung in den jüngsten Zweigen unterhalb der treibenden Knospen eintrat. Fast noch klarere Resultate zeigen die in den Monaten August bis November gemachten Stecklinge, welche einzelne Knospen zum Austreiben brachten. Er schreibt hierüber: „Überall, wo bei diesen Stecklingen Knospen einigermaßen kräftig austrieben, war auch in der sie tragenden Achse auf eine kurze Strecke weit Dickenwachstum eingetreten und war der Neuzuwachs durch Ausbildung von Frühjahrsholz sehr deutlich vom alten Holz zu unterscheiden".

Diese Angaben Josts könnten allerdings zu der Annahme verleiten, daß für das Dickenwachstum keine autogene Ruheperiode besteht, sondern daß lediglich die autogene Ruhe der Knospen die Untätigkeit des Kambiums bedinge. Ganz so einfach liegen aber die Dinge hier nicht, dies hat auch Jost[3]) mehrfach betont, und es ist der Wiederbeginn der Kambialtätigkeit an einen ganzen Komplex von Bedingungen geknüpft, von denen jedenfalls eine, aber nicht die einzige, das Austreiben der Knospen ist.

Um einen Einblick in das Wesen dieser Kambialtätigkeit während der Ruheperiode zu erhalten, habe ich selbst eine Reihe der früher z. T. zitierten Stecklinge von *Populus alba, nigra* und *canadensis* sowie *Quercus, Platanus* und *Syringa* untersucht und in verschiedenen Zeitintervallen nach dem Austreiben der Knospen das inzwischen eingetretene Dickenwachstum festgestellt. Es ergab sich da, daß die Stecklinge, welche Ende Oktober gemacht waren

1) Tharander forstl. Jahrb. 1892, Bd. 42, p. 200 ff.

2) Bot. Ztg. 1893, Bd. 51, p. 116 u. 132.

3) Vgl. auch Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904, p. 428.

und im November Triebe produzierten, selbst fünf Wochen[1]) nach dem Erscheinen dieser nur einen sehr geringen Zuwachs gebildet hatten. Derselbe reichte höchstens 10 mm, oft aber nur 5 mm weit in den Stamm hinab. Seitlich hatte die Kambialtätigkeit niemals bis zur entgegengesetzten Seite herumgegriffen; sie erstreckte sich von der Insertionsstelle der Triebe auf jeder Seite etwa über ein Viertel des Stammumfanges hinweg. Oberhalb der Insertionsstelle hörte der Zuwachs fast unmittelbar auf.

Bei der Wurzelbildung an den Stecklingen der *Populus*-Arten waren nur in nächster Nähe der ausgewachsenen Anlagen die erforderlichen Teilungen vom Kambium ausgeführt worden.

Wir haben es also in diesen Versuchen mit einem Dickenzuwachs zu tun, welcher nur lokalisiert in der Umgebung der neugebildeten Triebe (resp. Wurzeln) eintritt, während im ganzen übrigen Sproßteil das Kambium in Ruhe bleibt. Deshalb können wir auch diese Zuwachstätigkeit nicht als normal ansehen und mit dem periodischen Dickenwachstum auf eine Stufe stellen.

Allerdings könnte man ja einwenden, daß im Holz nicht genügende Mengen Reservestoffe vorhanden wären, also daß Ernährungsstörungen ein allseitiges Dickenwachstum verhindern. Deshalb würde auch vom Kambium nur dort Zuwachs produziert, wo die neu erschienenen Triebe einen ausreichenden Anschluß notwendig machen. Nun ist zwar an Stecklingen, deren Rinde, Mark und Holzparenchym vor Beginn des Versuches mit Stärke vollgestopft waren, 4—5 Wochen nach Erscheinen der Triebe keine Spur von Stärke mehr nachzuweisen. Dafür sind aber in diesen Geweben immer noch kleinere oder größere Mengen Glukose vorhanden, die eventuell den vorläufigen Bedarf decken könnten. Nehmen wir aber an, daß die Reservestoffe wirklich vollkommen von den jungen Trieben verbraucht sind, so ist dies immer noch kein genügender Grund, um hiermit das Ausbleiben des allseitigen Dickenwachstums erklären zu wollen. Denn man darf nicht vergessen, daß alle gelösten Kohlenhydrate auf ihrem Wege zu den treibenden Sprossen, in welchen sie verarbeitet werden, auch an den Kambiumzellen vorüberwandern müssen, die sicherlich, wenn sie überhaupt zum normalen Dickenwachstum fähig wären, diese Stoffe an sich reißen würden[2]).

1) Länger konnten die Triebe im Dunkelkasten nicht am Leben erhalten werden.

2) Über dies letztere vgl. auch das bei Jost (Bot. Ztg. 1893, Bd. 51, p. 132) Gesagte.

Vermutlich werden wir also auch in den Zellen des Kambiums periodisch sich einstellende Hemmungserscheinungen annehmen müssen, welche lokal durch die Reizwirkungen aufgehoben werden können, die von den in nächster Nähe treibenden Knospen ausgehen. Dies letztere geschieht aber, wie aus den zitierten Befunden hervorgeht, nur in begrenzter Ausdehnung, sodaß der so entstandene Zuwachs nicht mit dem eigentlichen Dickenwachstum verglichen werden darf. Demnach werden wir auch mit Jost[1]) annehmen müssen, daß „dem Kambium gerade wie den Knospen unserer Bäume eine Periodizität aus inneren Ursachen zukommt."

Als anormal ist auch die Kambialtätigkeit zu bezeichnen, welche bei Verwundung eintritt. Auf die Beziehung dieser Kallusbildung zur Periodizität des Kambiums werde ich im folgenden Abschnitt ausführlich einzugehen haben. Was uns hier vorerst interessiert, ist die Frage, inwieweit durch die lokale auf den Wundverschluß berechnete Tätigkeit des Kambiums auch ein allgemeines Dickenwachstum in die Wege geleitet wird.

Am stärksten ist die Tätigkeit des Kambiums bei der Kallusbildung an Aststümpfen, das heißt dort, wo der ganze Kambiumring freigelegt ist und nach oben resp. nach unten hin Kallusmassen ausscheidet. Weniger kräftig arbeitet dagegen das Kambium, wenn es durch Längswunden bloßgelegt ist, also in seitlicher Richtung den Kallus hinausschiebt. In beiden Fällen können naturgemäß nicht nur die der Wunde direkt anliegenden Kambiumreihen die ganze Kallusproduktion ausführen, sondern es beteiligen sich größere oder kleinere Partien des der Wunde benachbarten Kambiums an derselben.

Bei der Kallusproduktion an querdurchschnittenen Asten wird durch die starke Tätigkeit des Kambiums in der Längs- wie Querrichtung unterhalb der Schnittfläche ein starker Zuwachs gebildet, der nach unten hin spitz zulaufend allmählich abnimmt[2]). Es entsteht der sog. Lohdenkeil, welcher zuerst aus einer Masse radial angeordneter undifferenzierter Zellen besteht, die allmählich den Charakter von Wundholz annehmen. Dieser Lohdenkeil reicht nun in der Regel von der Wundfläche aus 1 cm oder weiter in den

---

1) Bot. Ztg. 1893, Bd. 51, p. 117.

2) Vgl. Küster, Patholog. Pflanzenanatomie, Jena 1903, p. 158 und die dort zitierte Literatur.

Stamm hinein; soweit erstreckt sich also die abnorme Zuwachstätigkeit des Kambiums. Weiter unten bleibt das Kambium in Ruhe, sofern gerade die Verwundung zur Ruhezeit ausgeführt wurde, oder es setzt in der Vegetationszeit seine normale Tätigkeit fort.

Untersucht man den infolge der Callusbildung eingetretenen Zuwachs an ruhenden Hölzern, so bemerkt man, daß die Tätigkeit des Kambiums sehr lokalisiert ist und nur wenig meist 5—10 mm weit im Stamme abwärts reicht. Dies Bild zeigte die große Anzahl der im folgenden Abschnitt genannten Stecklinge, welche teilweise recht große Callusmassen produziert hatten. Selbst wenn der Callus reichlich Sprosse bildete, wie derjenige von *Populus canadensis* und *nigra*, reichte der „Lohdenkeil" in der Regel nur 10 mm weit hinab, nur in vereinzelten Fällen (an sehr kräftigen Ästen) ging er wenige mm weiter. Waren an starken Stecklingen seitlich Äste dicht an der Basis entfernt und hatte sich an der Schnittfläche Callus gebildet, so reichte die Zuwachstätigkeit von den Rändern der Wunde aus höchstens 5 mm weit nach den verschiedenen Richtungen.

Noch geringere Strecken des Kambiums werden bei seitlichen Verletzungen, die weniger tiefgreifend sind, zur Callusbildung herangezogen. So beobachtete ich im November an Längswunden von *Populus alba, canadensis* usw., die eine ziemlich reichliche Callusproduktion aufwiesen, daß sich die Teilungen höchstens bis zur zehnten von der Wundfläche entfernten Längsreihe, oft noch nicht einmal so weit erstreckten. Das übrige Kambium war vollkommen in Ruhe.

Obwohl also das Kambium während der Ruheperiode durch Verwundung zur Tätigkeit erweckt werden kann, wirkt der Wundreiz auf nur geringe Strecken hin. Vermutlich wird nur soviel Kambium zur Tätigkeit herangezogen, wie zur Callusbildung erforderlich ist. Wir müssen also auch diese Art der Kambialtätigkeit als lokalisierte Reaktionstätigkeit bezeichnen und können weiterhin aufrecht erhalten, daß das eigentliche Dickenwachstum durch keine Mittel während der ihm eigenen Ruheperiode zur normalen Tätigkeit veranlaßt werden kann.

4. Wundreaktionen.

In den vorhergehenden Abschnitten dieser Arbeit hatten wir das Verhalten der normalen Wachstumsfunktionen während der Winterruhe betrachtet und gezeigt, inwieweit dieselben während

dieser Periode erweckbar sind. Noch nicht oder nur beiläufig hatten wir uns mit jenen Reaktionen beschäftigt, die erst auf eine Verwundung der Pflanze hin eintreten und in der Regel die Heilung einer solchen bezwecken.

Allerdings war schon früher darauf hingewiesen, daß gewisse Knospen nur durch gewaltsame Eingriffe zum Austreiben gebracht werden können (p. 6); doch handelte es sich in diesem Fall nur um die Wiedererweckung ruhender Organe, wozu es zufälligerweise des Wundreizes bedurfte. Aber auch der Callusbildung als einer echten Wundreaktion hatten wir schon unsere Aufmerksamkeit zugewendet. Doch geschah es dort nur in der Absicht zu untersuchen, ob diese besondere Tätigkeit des Kambiums, von welcher bekannt ist, daß sie im Winter unter geeigneten Bedingungen realisierbar ist, auch die übrigen Kambiumpartien des betreffenden Astes zum normalen Dickenwachstum veranlasse. Wir hatten also die Realisierbarkeit der Callusbildung im Winter als gegebene Tatsache hingenommen, ohne uns um die Einzelheiten zu kümmern.

Die nun folgenden Betrachtungen sollen sich allein mit dieser Callusbildung und zwar in erster Linie mit derjenigen aus dem Kambium beschäftigen. Sie sollen klar legen, wie sich dieselbe in den verschiedenen Phasen der Ruheperiode verhält und ob sich Beziehungen zwischen ihrem Verhalten und dem der übrigen Wachstumsfunktionen während der Ruheperiode ermitteln lassen.

Kambialcallus.

Die Fähigkeit der Stecklinge während der Winterruhe unter günstigen Bedingungen an der Schnittfläche aus dem Kambium den Callus zu produzieren, ist in der Praxis vermutlich schon lange bekannt. In der wissenschaftlichen Literatur hat Jost[1]) zuerst auf die Bedeutung dieser Tatsache hingewiesen. Dieser Autor brachte in den Monaten August bis November Stecklinge einer Reihe von Holzgewächsen in einen warmen, nahezu dunstgesättigten Raum. Zwar war der Erfolg seiner Versuche, wie er mitteilt, kein gleichmäßiger, aber es ergab sich doch das Resultat, „daß fast stets wenigstens einzelne Stecklinge Callus produzieren, daß kein einziger der genannten Bäume eine Ruheperiode hat, in der er auf Verwundung nicht mit Wachstum reagiert“.

---

1) Bot. Ztg. 1893, Bd. 51, p. 100—103.

Obwohl also Jost schon auf die Wichtigkeit dieser Tatsache genügend hingewiesen und betont hatte, „daß die Callusbildung auch dann stattfindet, wenn das Kambium schon in völliger Winterruhe sich befindet", hielt ich es doch für geboten, diese Frage mit einigen Erweiterungen noch einmal aufzugreifen. Denn einmal wollte ich aufklären, warum diese Callusbildung nicht bei allen Stecklingen ausnahmslos eintrat und eventuell die Gründe auffinden, weshalb dies nicht geschah. Dann lag es mir aber besonders daran, die zeitlichen Unterschiede im Erscheinen des Callus nach der Verwundung in den einzelnen Phasen der Winterruhe im Gegensatz zu denjenigen der eigentlichen Vegetationszeit zu konstatieren. Denn daß die Callusproduktion nicht immer gleichmäßig vonstatten geht, ist bereits bekannt[1]), und es lag auch nahe anzunehmen, daß während der einzelnen Phasen des Winters allgemeingültige Verschiedenheiten wahrnehmbar seien. Endlich mußte auch die quantitative wie qualitative Ausbildung des Callus während der verschiedenen Phasen berücksichtigt werden, was bisher noch nicht geschehen war.

So war es notwendig, während des Kreislaufes eines Jahres in bestimmten Abständen an frisch geschnittenen Stecklingen die Callusproduktion zu verfolgen und die einzelnen Phasen der Jahresperiode miteinander zu vergleichen. Dies geschah fünfmal im Jahre in ungefähren Abständen von zwei Monaten.

Für meine Kulturen bediente ich mich des bereits erwähnten Glaskastens, welcher im Wärmezimmer aufgestellt und verdunkelt war. Die Wärme übt einen großen Einfluß auf die Schnelligkeit des Erscheinens des Callus aus, und es war daher erforderlich, die Kulturen stets bei konstanter Temperatur zu halten. Hierfür leistete mir das bekannte Wärmezimmer des hiesigen Institutes große Dienste; es wäre kaum möglich gewesen, die Beobachtungen ohne dasselbe mit annähernder Genauigkeit durchzuführen. — Um eine gleichmäßige Luftfeuchtigkeit zu erzielen, war der Boden des Kastens mit Sand bedeckt, welcher stets feucht gehalten wurde. Die Luft war also nicht mit Wasserdampf gesättigt, sondern der Wasserdampfgehalt betrug nur ungefähr 80%; dies trug, wie ich mich durch Vergleichsversuche hinlänglich überzeugen konnte, wesentlich zum guten Gedeihen der Stecklinge bei. Denn während im Sommer der Aufenthalt im dampfgesättigten Raum den in

---

2) Vgl. zB. Tittmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, p. 164 ff.

Vegetation befindlichen Stecklingen kaum schadet, ist im Winter der Übergang in so konträre Kulturverhältnisse meist schädlich und es tritt oft eine Fäulnis der Schnittfläche ein, bevor der Callus sichtbar wird. Schließlich brauche ich kaum zu erwähnen, daß ein peinliches Sauberhalten der in Sandtöpfchen gepflanzten Stecklinge geboten ist.

Nur unter diesen Bedingungen war es möglich, ein Absterben der Schnittfläche zu verhindern und stets gleichmäßige Callusbildung zu erhalten. Selbst sehr empfindliche Stecklinge wie *Tilia*, *Fagus silvatica* u. a. konnten mindestens vier Wochen am Leben erhalten werden, was vollkommen genügt. Nur diejenigen von *Ulmus scabra*, welche sehr schnell und reichlich Callus produzierten, waren wenig lebensfähig und gingen meist 8 Tage nach Erscheinen des Callus zugrunde.

In der folgenden Tabelle behandle ich sämtliche zehn untersuchten Holzarten gemeinsam, um die Übersichtlichkeit zu erhöhen und nicht durch die Länge der Darstellung zu ermüden. Dies war um so leichter durchzuführen, da alle Stecklinge ähnlich reagierten. Zu jedem Einzelversuch wurden in der Regel 12—15 Stecklinge von dem bei jeder Art bezeichneten Alter verwandt, die in zwei bis drei Töpfchen verteilt waren. Ich benutzte absichtlich nicht nur Stecklinge eines Jahrganges, damit die Resultate einen größeren Überblick gewährten.

	Alter der Stecklinge in Jahren	Beginn	Tage	Beginn	Tage
Populus alba var. *pyramidalis*	3—7	29. IV. 04	3	22. VII. 04	2
Ulmus scabra	2—5	28. IV. 04	3	22. VII. 04	2
Platanus orientalis	2—4	5. V. 04	6	22. VII. 04	4
Tilia parvifolia	1—4	28. IV. 04	6	21. VII. 04	5
Fagus silvatica	1—6	5. V. 04	6	22. VII. 04	4
Ampelopsis quinquefolia	1	28. IV. 04	3	21. VII. 04	3
Robinia pseudacacia	1—2	—	—	22. VII. 04	3
Quercus pedunculata var. *fasciata*	1—6	28. IV. 04	6	21. VII. 04	4
Ribes alpinum	1—2	7. V. 04	7	—	—
Populus nigra	2—8	28. IV. 04	3	6. VII. 04	2

Die Zahlen geben den Zeitpunkt an, wo sich der Callus dem bloßen Auge sichtbar über dem Kambium hervorwölbte. Da der Callus bei der angegebenen Temperatur schnell wächst und bereits einen Tag später mehr als den doppelten Umfang erreicht, ist dies Indizium sehr genau, und es treten bei einiger Übung kaum Fehler in der Registrierung ein. Es ist daher verständlich, wenn bei den folgenden Besprechungen bereits auf Unterschiede von zwei Tagen Gewicht gelegt ist. Bei der Mehrzahl der Stecklinge trat der Beginn der Callusbildung an dem selben Tage ein; wo dies nicht geschah, sind in der Tabelle zwei Zahlen gegeben.

Betrachten wir in der untenstehenden Tabelle vorerst die Dauer des Erscheinens des Callus während der Vegetationszeit, so bemerken wir, daß der Callus am schnellsten im Juli erscheint, während dies im Frühjahr ein wenig langsamer geschieht. Die Ende Oktober resp. Anfang November — also in der tiefsten Ruhezeit der Knospen — angestellte Versuchsreihe zeigt uns, daß in der Schnelligkeit der Callusproduktion gegen den Juliversuch eine geringe, gegen den Aprilversuch keine Verzögerung eingetreten ist. Bei *Fagus* und besonders *Quercus* erfolgt die Callusproduktion sogar schneller wie im April, etwas langsamer dagegen nur bei *Populus nigra*.

Zum Verständnis dieser in Anbetracht der Jahreszeit bemerkenswerten Schnelligkeit der Callusbildung können vielleicht die

Beginn	Tage	Beginn	Tage	Beginn	Tage
30. X. 04	3	17. XII. 04	5	17. III. 05	4
31. X. 04	3	17. XII. 04	5	17. III. 05	4
29. X. 04	5—7	17. XII. 04	9	—	—
29. X. 04	7	17. XII. 04	8	17. III. 05	6
31. X. 04	5	17. XII. 04	9	15. III. 05	7
29. X. 04	5	17. XII. 04	6	17. III. 05	4
29. X. 04	3	17. XII. 04	5	17. III. 05	4
29. X. 04	3	17. XII. 04	5	—	—
29. X. 04	7	17. XII. 04	12	—	—
29. X. 04	4	17. XII. 04	6	17. III. 05	4

früher über die periodische Tätigkeit des Kambiums gegebenen Tatsachen beitragen. Wir hatten aus denselben entnommen, daß, während die Holzbildung gegen Ende des August ihren Abschluß erreicht, der Zuwachs des Bastes noch bis zum Schluß der Vegetation andauert. Es ist demnach zu vermuten, daß das Kambium, obwohl es Ende Oktober äußerlich keine Tätigkeit mehr erkennen läßt, sich doch noch nicht in einem Zustand voller Ruhe befindet. Vielleicht ist dies der Grund dafür, daß die Callusbildung im Spätherbst noch in gleicher Schnelligkeit wie im Frühjahr bei Beginn des Dickenwachstums vor sich geht.

Bei Hölzern, die spät ihr Dickenwachstum beginnen, wie *Quercus pedunculata* und *Fagus* kann daher die Callusbildung im Frühjahr gegen die des Herbstes an Schnelligkeit etwas zurückstehen. Was endlich die etwas verminderte Schnelligkeit im Erscheinen des Callus bei *Populus nigra* anbetrifft, so ist hier zu bedenken, daß *Populus*- und *Salix*-Arten sehr früh in die Winterruhe eintreten, daß also der Einfluß derselben bei den Herbstversuchen schon zu spüren ist.

Im Dezember zeigen sich übereinstimmend alle untersuchten Holzarten in der Schnelligkeit der Callusproduktion am trägsten. Besonders auffallend ist dies bei *Populus nigra,* weil die autogene Ruhe für die Blütenknospen dieser Pflanze in diesem Monat bereits vorüber ist (Stecklinge blühten im Kulturkasten schon Anfang Dezember). Im März ist dann wiederum eine Steigerung der Schnelligkeit der Kallusbildung wahrzunehmen, welche dann zum Frühjahr und Sommer immer mehr zunimmt.

Was die quantitative Ausbildung des Callus in den verschiedenen Jahreszeiten anbetrifft, so lassen sich hierüber keine zahlenmäßigen Nachweise geben. Es muß genügen, einige kurze Angaben auf Grund meiner Beobachtungen an den verschiedenen Holzarten, besonders bei *Populus nigra,* zu machen. Nach diesen ist im April und Mai die Produktion sehr kräftig, sinkt dann gegen Ende Mai und im Juni ein wenig, vielleicht infolge des zu dieser Zeit sehr starken Dickenwachstums. Im Juli und August, wo das Dickenwachstum schon geringer ist und endlich ausklingt, ist dann besonders bei *Populus nigra,* von welcher Pflanze mir sehr viele Beobachtungen vorliegen, der Callus wieder sehr kräftig und vor allem widerstandsfähig. Letzteres ist übrigens eine in der Praxis beim Obstbaumschnitt schon lange bekannte Tatsache. Bei den Oktober-November-Versuchen wurde der Callus, wenn auch das

Wachstum langsamer war, mit der Zeit meist groß und kräftig Im Dezember-Januar ist endlich der Callus am schwächsten und wenig widerstandsfähig; er wird daher leicht von Pilzen usw. heimgesucht.

Über die qualitative Ausbildung des Callus während der verschiedenen Jahreszeiten liegen zurzeit Untersuchungen nicht vor. Eine kurze Notiz Rechingers[1]) besagt nur, daß die Reproduktion im März und April am raschesten vor sich geht, im Mai dagegen langsamer. Nähere Einzelheiten über die Art der Reproduktion fehlen vollkommen. Ich habe daher über die qualitative Ausbildung des Callus während der letzten Jahre eingehende Untersuchungen angestellt, und konnte feststellen, daß dieselbe zu allen Jahreszeiten die gleiche ist, daß also eine qualitative Beeinflussung durch die Vegetationsphase nicht stattfindet. Sie hängt, wie ich dies demnächst in einer ausführlichen Arbeit darlegen werde, in erster Linie von den äußeren Bedingungen ab, und man hat es daher in der Hand, zB. die Sproßbildung jederzeit hervorzurufen.

Unter den früher angegebenen Kulturverhältnissen wurde auch die Sproßbildung am Callus während des Kreislaufes eines Jahres beobachtet. Es zeigte sich, daß dieselbe in den Wintermonaten merklich langsamer vonstatten geht wie im Sommer; größere Unterschiede während der einzelnen Phasen des Winters waren jedoch nicht zu konstatieren.

Im folgenden gebe ich einige Daten über den Beginn der Sproßbildung am Callus von *Populus nigra.* Die angegebenen Tage beziehen sich auf den Zeitpunkt, wo zuerst bei mehreren Stecklingen des betreffenden Versuches Organanlagen sichtbar wurden.

Populus nigra.

Beginn des Versuchs	Callusbeginn	Erscheinen der Sproßanlagen	Zeitdauer
3. XI. 04	8. XI. 04	30. XI. 04	27 Tage
17. XII. 04	23. XII. 04	12. I. 05	26 „
25. V. 05	27. V. 05	10. VI. 05	16 „
6. VII. 05	8. VII. 05	22. VII. 05	16 „

1) Verhandl. d. zool.-bot. Ges. Wien, 1893, Bd. 43, p. 317.

Übersehen wir noch einmal die zu den verschiedenen Jahreszeiten angestellten Versuche über die Callusproduktion des Kambiums der Holzgewächse, so können wir auf Grund derselben die von Jost gemachten Angaben bestätigen. Wir können sie sogar dahin ergänzen, daß unter einigermaßen günstigen Bedingungen eine Callusbildung an den Stecklingen aller angegebenen Holzgewächse ausnahmslos eintritt.

Nur wenn die Schnittfläche infiziert wird oder Fäulnis an derselben Platz greift, wird aus diesen Gründen naturgemäß die Callusbildung ausbleiben.

Ein gewisser Einfluß der Ruheperiode war jedoch in der Schnelligkeit der Callusbildung bei allen untersuchten Stecklingen unverkennbar. Jedoch fiel dieser Zeitpunkt nicht immer mit dem der tiefsten Ruhe der Knospen zusammen, sondern er fiel in eine Zeit (Dezember-Januar), wo für einige Holzgewächse, zB. *Populus nigra*, die autogene Ruheperiode schon vorüber war. Gerade in der Zeit, wo sich die Knospen in tiefster Ruhe befinden (Oktober-November), ist eine äußerst schnelle und ausgiebige Callusproduktion zu verzeichnen.

Wir ersehen daraus, daß die sogenannte Ruheperiode der Holzgewächse keine einheitliche Ruhezeit ist, die sich auf die betr. Wachstumsfunktionen gleichmäßig erstreckt. Schon früher hatten wir konstatiert, daß die normale Kambiumfunktion, das Dickenwachstum, noch andauert, wenn sich die einsommrigen Knospen bereits in totaler Ruhe befinden. Nun beobachteten wir, daß bei einer anderen Kambialfunktion, welche zwar keine totale Ruhe sondern nur eine zeitliche Hemmung erleidet, eine ähnliche Verschiebung eintritt. Dies alles ist für uns ein Beweis, daß die einzelnen Wachstumsfunktionen bis zu einem gewissen Grade unabhängig voneinander reagieren, daß die Aktivität einer jeden nur wenig von dem zurzeit herrschenden Zustand der übrigen Wachstumsfunktionen beeinflußt wird.

Für die bemerkenswerte Tatsache, daß das ruhende Kambium durch Verwundung überhaupt zur Callusbildung angeregt wird, kann und soll ein Erklärungsversuch hier nicht geliefert werden. Wir müssen uns eben mit der Annahme begnügen, daß der Wundreiz stark genug ist, die zurzeit herrschende Konstellation der inneren Bedingungen, welche eben die autogene Ruhe des Kambiums veranlaßt, zu überwinden. Daß gewisse allerdings sehr geringe Hemmnisse immer noch vorliegen, zeigt die langsamere und wenig ausgiebige Callusbildung im Dezember.

Mark- und Rindencallus.

Im vorhergehenden hatten wir nur diejenige Callusbildung in Betracht gezogen, welche vom Kambium ausgeht, also von einem Meristem, dessen normale Tätigkeit einer periodischen Ruhezeit unterliegt. Es ist aber hinreichend bekannt[1]), daß Callusgewebe nicht nur vom Kambium, sondern auch von allen anderen lebenden Geweben in größerer oder geringerer Menge produziert werden kann. Bei den Holzgewächsen pflegt hierzu in erster Linie die Rinde, in geringerem Maße das Mark fähig zu sein.

Für uns hat nun die Callusbildung dieser letzteren Gewebe insofern ein besonderes Interesse, als unter normalen Bedingungen das Mark sein Wachstum überhaupt nicht mehr, die Rinde nur in beschränktem Maßstabe aufnehmen kann und man daher bis jetzt nie erwogen hat, ob diese Gewebe einer Ruheperiode unterliegen oder ob dies nicht der Fall ist. Es ist aber für das Verständnis des Ruhezustandes der ganzen Pflanze von besonderer Wichtigkeit, nicht nur die Reaktionsfähigkeit der Normalfunktionen resp. der Gewebe, von denen sie ausgehen, zu untersuchen, sondern alle noch wachstumsfähigen Gewebe in den Kreis der Betrachtung zu ziehen. Denn nur so kann es uns mit der Zeit gelingen, ein klareres Bild von dem Wesen der Ruheperiode zu erhalten und so allmählich einem Erklärungsversuch mit größerer Aussicht auf Erfolg gegenüber treten zu können.

Mark- wie Rindencallus untersuchte ich im Laufe eines Jahres bei einer Anzahl der vorhergenannten Holzgewächse und konnte feststellen, daß beide Callusarten zu allen Jahreszeiten mit annähernd gleicher Schnelligkeit und in gleicher Ausgiebigkeit gebildet werden.

Der Rindencallus, zu dessen Untersuchung sich besonders *Populus alba, P. nigra, Quercus pedunculata* usw. eignen, ist außer an den Querschnittflächen neben dem Kambialcallus sehr gut an langen Seitenwunden der Rinde zu beobachten, wo außer den abgestorbenen Rindenschichten nur die äußeren lebenden Schichten entfernt sind und so das chlorophyllführende Grundgewebe sichtbar ist. Dieses wächst dann, wenn es im Dunkeln kultiviert wird, schnell heran und bedeckt die Wunde mit einer weißen Callusmasse, die natürlich im Lichte ergrünt. Dieses Wachstum erfolgt aber bei den verschiedenen Stecklingen nicht so gleichmäßig, wie dies beim Kambialcallus geschah, und es ist daher ein zahlenmäßiger Nach-

1) Vgl. zB. Küster, Patholog. Pflanzenanatomie, 1903, p. 157.

weis der Geschwindigkeit desselben schwierig. Trotzdem kann man sagen, daß der Rindencallus während des ganzen Jahres annähernd mit der gleichen Schnelligkeit und Ausgiebigkeit gebildet wird. Bei einigen Holzgewächsen z. B. *Quercus* wird daher der Rindencallus im Dezember etwas schneller gebildet, wie der Kambialcallus.

Der Markcallus endlich ist bei *Populus nigra* und *canadensis* am besten zu untersuchen und erreicht auch dort die relativ größte Ausdehnung. Dieser sternförmig über das freigelegte Mark hervortretende Callus ist das ganze Jahr hindurch annähernd in gleicher Stärke zu beobachten, sein Erscheinen erfolgt bei den genannten Holzarten in der Regel nach drei Tagen. Zu verwechseln ist er nicht mit den bei einzelnen Gehölzstecklingen (von z. B. *Ribes aurea*) nach Einbringung in einen feuchten Raum aus dem Mark hervorquellenden flockigen Gewebemassen, die aus einzelnen Markzellen bestehen, welche infolge zu großer Wasseraufnahme hypertrophiert sind und daher über der Schnittfläche hervorquellen.

Diesen letzteren mit Küster[1]) als hyperhydrisch zu bezeichnenden Geweben reihen sich die Lenticellen- und Rindenwucherungen an, die an Stecklingen ebenfalls durch zu starke Wasseraufnahme resp. zu geringe Transpiration entstehen. Sie unterscheiden sich von den ersteren dadurch, daß sie ihren Ursprung einer richtigen Teilungstätigkeit der Zellen verdanken. Sie sind also in Wahrheit ein Rindencallus, der aber nicht durch Verwundung sondern durch Feuchtigkeit hervorgerufen wurde.

Da das Erscheinen dieser Gewebe von dem Vorhandensein einer zureichenden Menge Wasserdampf abhängt, so ist es verständlich, daß, wenn die Feuchtigkeitsverhältnisse nicht immer die gleichen sind, große Differenzen im Erscheinen dieser Gewebeanomalien eintreten können. Es ist daher bei der Beobachtung derselben eine fast noch peinlichere Einhaltung bestimmter Feuchtigkeitsverhältnisse wie bei der Kambialcallusbildung erforderlich. Das ließ sich wieder am besten in dem genannten Kulturkasten bei genauer Kontrolle des Feuchtigkeitsgehaltes durchführen.

Als Objekte für die Untersuchung der Lenticellenwucherungen verwendete ich hauptsächlich *Populus alba, Syringa vulgaris, Quercus penduncalata* u. a. Die Rindenwucherungen lassen sich dagegen am erfolgreichsten bei *Ribes aureum* studieren[2]). Auch diese Ge-

1) Patholog. Pflanzenanatomie. Jena 1903, p. 74.

2) Vgl. Küster, a. a. O., p. 79 ff. und Ber. d. Bot. Ges. 1904, Bd. 22, p. 168.

webeanomalien konnten unter den angegebenen Bedingungen während des ganzen Jahres hervorgerufen werden und zwar war stets zu konstatieren, daß sie im Sommer wie im Winter mit annähernd gleicher Schnelligkeit realisiert werden.

Es besteht also für diese Gewebe, für die Rinde wie für das Mark, keine Ruhezeit, ja es ist nicht einmal ein gewisser verzögernder Einfluß der Ruheperiode auf die abnorme Wachstumstätigkeit derselben, wie dies bei der Kambialcallusbildung der Fall war, wahrzunehmen. Da das Wachstum des einen dieser Gewebe, der Rinde, nicht nur durch den Wundreiz (wie das Kambium), sondern auch durch günstigere Vegetationsbedingungen (Feuchtigkeit) hervorgerufen wird, können wir annehmen, daß es nicht nur die Wundreaktionen sind, welche die Ruheperiode zu überwinden vermögen. Es drängt sich uns vielmehr immer stärker die bereits früher ausgesprochene Annahme auf, daß einer eigentlichen Untätigkeit nur wenige Gewebe resp. Organe in der Pflanze während der Ruheperiode unterliegen, während die Mehrzahl vollkommen aktiv bleibt oder sich nur in gezwungener Untätigkeit befindet.

Auch die Wundkorkbildung der Kartoffeln kann während der ganzen Ruhezeit der Knollen vonstatten gehen[1]). Eigene Versuche zeigten mir, daß ein Unterschied in der Schnelligkeit der Peridermbildung während der verschiedenen Phasen der Ruheperiode nicht wahrzunehmen ist, sofern für gleichmäßige Kulturbedingungen gesorgt wird[2]).

Endlich konnte ich auch anläßlich ausgedehnterer Studien über die Reproduktionstätigkeit isolierter Zwiebelschuppen beobachten, daß die Adventivbildungen z. B. an den losgetrennten Zwiebelschuppen von *Lilium*-Arten jederzeit während der ganzen Ruheperiode der Zwiebel entstehen. Allerdings waren bezüglich der Schnelligkeit der Realisierung dieser Bildungen bemerkenswerte Unterschiede zwischen Beginn und Ende der Ruheperiode zu konstatieren.

Es scheinen sich demnach die auf Verwundung hin eintretenden Wachstumsreaktionen der Zwiebeln und Knollen ähnlich zu verhalten wie die der Holzgewächse, also gar nicht oder doch nur im zeitlichen Verlauf von der autogenen Ruheperiode beeinflußt zu

1) Vgl. Jost, Bot. Ztg. 1893, Bd. 51, p. 100 ff.

2) Über den Einfluß der Feuchtigkeit usw. auf die Peridermbildung der Kartoffeln vgl. zB. de Vries Landwirtsch. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 224.

werden. Wie es sich mit den normalen Wachstumsfunktionen dieser Gewächse verhält, muß natürlich erst im Einzelnen festgestellt werden.

Wenn wir zum Schluß noch einmal im Zusammenhang die Reaktionsfähigkeit der einzelnen Wachstumsfunktionen während der winterlichen Ruheperiode überblicken, so müssen wir zugeben, daß ein autogener Wachstumsstillstand nur bei der Minderzahl derselben eintritt. Eine ausgeprägte autogene Ruhe konnte eigentlich nur bei dem Knospen- und Dickenwachstum festgestellt werden. Schon bei dem Wurzelwachstum ist die Ruhe nur eine teilweise, und endlich ist bei allen Wundreaktionen und der Reproduktionstätigkeit (am Callus usw.) eine solche überhaupt nicht zu konstatieren.

Auch die Knospen zeigten nicht durchgängig ein gleiches Verhalten gegenüber dem Einfluß der Ruheperiode. Denn nur ganz bestimmte und zwar die einsommrigen, vollkommen ausgebildeten Knospen sind einer autogenen Ruhe unterworfen, während die mehrjährigen aktiv bleiben. Diesen letzteren schließen sich die Wurzeln einiger Laubhölzer *(Populus, Salix)* an, deren Längenwachstum nach den bisherigen Untersuchungen ebenfalls nur einer aitiogenen Ruhe zu unterliegen scheint.

Die Wundreaktionen sind während der ganzen Ruheperiode realisierbar. Dies ist besonders auffallend bei der Callusbildung aus dem Kambium, da die normale Funktion dieses Meristems ja eine stark ausgebildete Ruheperiode aufweist. Ein gewisser Einfluß der Letzteren ist noch in der Verlangsamung der Callusbildung während des Winters zu erblicken. Die Callusbildung der Rinde und des Markes während des Winters beweist weiter die stete Realisierbarkeit der Wundreaktionen. Von besonderem Interesse ist es aber, daß die Rinde auch ohne Verwundungen durch Darbietung entsprechender Außenbedingungen während dieser Zeit zu Wucherungen angeregt werden kann. Dies beweist wohl klar, daß für das Rindengewebe eine Ruheperiode überhaupt nicht besteht.

Wir kommen daher zu dem Schlusse, daß eine Periode totaler Untätigkeit nur für die meisten Meristeme, und zwar für den größten Teil der aktiven Vegetationspunkte des Stammes und für das Kambium, besteht, für einen großen Teil der Wurzelvegetationspunkte ist diese Untätigkeit schon weniger ausgeprägt; alle anderen Gewebe befinden sich nur in gezwungener Untätigkeit. Dadurch daß aber von diesen Meristemen die bemerkenswertesten Wachstumsleistungen

auszugehen pflegen, wird leicht die Annahme erweckt, daß die ganze Pflanze sich in einem Ruhezustand befindet. Daß dies aber tatsächlich nicht der Fall ist, haben unsere Ausführungen gezeigt.

II. Die Atmung.

Betrachten wir jetzt die Atmungstätigkeit der Holzgewächse während der winterlichen Ruheperiode im Verhältnis zur Vegetationszeit, so können wir schon von vornherein annehmen, daß eine eigentliche Ruhezeit für diese überhaupt nicht bestehen kann. Allerdings ist die Atmung in hohem Maße von der Temperatur abhängig und der Tiefstand dieser letzteren in der winterlichen Jahreszeit wird auch fraglos eine starke Depression der Atmung bedingen. Jedoch kommt es in dem vorliegenden Fall nicht darauf an zu ermitteln, inwieweit diese Partialfunktion durch äußere Einflüsse beeinträchtigt wird, denn solche wären ja in der winterlichen Temperaturerniedrigung zu erblicken, sondern es handelt sich hier um die Frage, ob infolge der autogenen Ruheperiode der Pflanze auch unter günstigen Bedingungen eine entsprechend kräftige Atmung ausgeschlossen ist. Denn wenn auch die Wachstumstätigkeit zeitweise sistiert ist, so spielt sich, wie dies in der Einleitung angedeutet wurde, in der ruhenden Pflanze doch ein so reger Stoffumsatz ab, daß aus diesem Grunde schon auf ein nicht geringes Maß der Atmungstätigkeit gerechnet werden konnte. Weiterhin erhob sich noch die Frage, ob mit dem Ausklingen der Ruheperiode auch eine zunehmende Atmungsintensität zu beobachten sei.

Untersuchungen über die Atmung während der Ruheperiode liegen bisher nur in mäßigem Umfange vor. Die bei weitem eingehendsten sind diejenigen von Müller-Thurgau über die Atmung der Kartoffeln während der Ruheperiode. Dieser Autor kam zu dem Resultate[1]), daß „bei Beginn der Ruheperiode die Atmung weniger ausgiebig ist, als nach Abschluß derselben, und die Knollen, je älter sie werden, desto größere Mengen Kohlensäure abgeben". Auf die Beobachtungen dieses Autors über den Einfluß der Temperatur auf die Atmungsintensität während der Ruheperiode werde ich später noch zurückzukommen haben.

1) Landw. Jahrb. 1885, Bd. 14, p. 861.

Ferner wurden von Georg Schmidt[1]) Studien über die Atmung immergrüner Blätter im Sommer und Winter angestellt. Seine Beobachtungen haben insofern keinen besonderen Wert für die Beantwortung unserer Frage, als die Atmungsintensität der mehrjährigen Blätter mit zunehmendem Alter abnimmt. Aus diesem Grunde ist die Senkung der Atmungstätigkeit der Blätter im Winter auch nicht dem Einfluß der Ruheperiode, sondern der abnehmenden Lebenstätigkeit zuzuschreiben, was übrigens klar aus den Tabellen dieses Autors hervorgeht. Denn die von ihm angegebenen Atmungsgrößen für die Blätter sind in der Regel im Winter nicht geringer *(Rhododendron, Picea)* oder sogar größer *(Hedera, Buxus, Ilex)*, als diejenigen des nächstälteren Jahrganges im Sommer. Nur wenn die Atmungsgrößen der Blätter im Winter geringer sind, als die der nächstälteren Blätter im Sommer, wie dies bei einigen Pflanzen *(Camellia, Evonymus)* der Fall war, so ist diese winterliche Senkung der Atmung in der Tat dem Einfluß der autogenen Ruheperiode zuzuschreiben. Ähnliche Verhältnisse wie bei den zuletzt zitierten mehrjährigen Blättern fand Schmidt bei der Vergleichung[2]) der Sommer- und Winteratmung einiger ein- und zweijähriger Sproßachsen.

Endlich hat N. I. C. Müller[3]) anläßlich einer Arbeit „über die Atmung und Energie in der Pflanze" einige Vergleiche der Atmung ruhender und in Vegetation befindlicher Äste geliefert. Aus seinen sehr unübersichtlichen Versuchen, welche sich meist auf ein- bis zweijährige Äste zu beziehen scheinen, geht hervor, daß die Atmungswerte im Februar bedeutend niedriger wie zur Kambialzeit sind und auch noch niedriger als die Oktoberwerte.

Wie aus den vorhergehenden Angaben erhellt, sind die Untersuchungen über die Atmung der im Ruhezustand befindlichen Pflanzen noch recht unzureichend. Wirklich erschöpfend ist die Frage nach der Größe der Atmungstätigkeit während der verschiedenen Phasen der Ruheperiode nur von Müller-Thurgau behandelt worden. Seine Untersuchungen beziehen sich aber nur auf Kartoffeln, also auf Reserveorgane, welche nur während der Ruhezeit studiert werden können. Sie ermöglichen also noch keinen rechten Vergleich zwischen den Atmungsintensitäten im Winter und zu jener Zeit,

---

1) Beitr. z. wiss. Bot. v. Fünfstück 1903, Bd. 5, p. 60.
2) a. a. O., p. 73.
3) Beitr. z. wiss. Bot. v. Fünfstück 1898, Bd. II, p. 224, 247 usw.

wo zu den Stoffwechselvorgängen auch noch Wachstumsvorgänge hinzukommen.

Für derartige Vergleiche bieten gerade die Zweige der Bäume ein günstiges Material. Sie bilden Speicherorgane für die Reservestoffe und nehmen außerdem durch ihre Kambialtätigkeit im Sommer am Wachstum teil. Allerdings dürfen zu solchen Untersuchungen nicht ein- und zweijährige Äste verwendet werden, wie dies N. I. C. Müller und G. Schmidt taten. Denn an diesen sind die assimilatorischen Gewebe der Rinde zuerst noch in großem Umfange vorhanden und diese letzteren sind in demselben Maße der abnehmenden Atmungstätigkeit infolge Alterns ausgesetzt, wie dies bei den immergrünen Blättern der Fall ist. Es können also nur ältere Jahrgänge benutzt werden, wo der Anteil der Rinde am ganzen Aste nicht mehr so groß ist, und wo außerdem das Verhältnis von Rinde zu Holz ungefähr gleich bleibt und sich so bei der Verwendung von Material aus zwei bis drei Jahrgängen keine größeren Fehler einstellen. Anderseits dürfen die Äste aber nicht zu alt sein, damit der Anteil der lebenden Elemente an der gesamten Holzmasse nicht zu gering ist; und endlich müssen in den zu vergleichenden Proben ungefähr gleiche Mengen lebender Elemente vorhanden sein. Diesen Kautelen mußte bei der Auswahl des Materials der einzelnen benutzten Arten Rechnung getragen werden.

Bevor ich zur Mitteilung und Besprechung der Resultate meiner Untersuchungen übergehe, muß ich kurz auf die Versuchsanordnung hinweisen. Für die Versuche wurde je ein Bündel Zweige von ca. 30 cm Länge und einem für jede Art konstanten Gewicht in einer tubulierten, verdunkelten Glasglocke aufgehängt, welche luftdicht auf eine Glasplatte aufgesetzt war. Die Glocke war nach außen hin durch eine Quecksilbersperre abgeschlossen, welche wohl das Eintreten der Luft, nicht aber einen Austritt derselben gestattete. Zur Bestimmung und Absorption der ausgeschiedenen Kohlensäure dienten 100 ccm titrierter Kalilauge (ungefähr doppelt normal), welche sich in einer auf dem Boden stehenden Schale befanden. Für genügende Feuchtigkeit innerhalb der Glocke wurde durch feuchtes den Wänden anliegendes Fließpapier gesorgt. Nach Ablauf des Versuches wurde das gebildete Karbonat durch Hinzufügen von 50—75 ccm 25% $BaCl_2$-Lösung in $BaCO_3$ übergeführt und die ganze Flüssigkeit auf 500 ccm aufgefüllt. Dann wurden Proben der über dem abgesetzten Niederschlag stehenden Kalilauge entnommen und diese durch Titration mit Salzsäure

(halbnormal) unter Verwendung von Phenolphthaleïn als Indikator bestimmt. Die verbrauchte HCl-Lösung wurde dann einfach von der sonst für die titrierte Kalilauge benötigten HCL-Lösung in Abzug gebracht und die erhaltene Differenz direkt auf CO_2 berechnet.

Diese wenigen Angaben mögen zur Orientierung über die Versuchsanordnung genügen und zwar dies umsomehr, da jüngst gleiche Atmungsanalysen von Niklewski[1]) gelegentlich seiner Untersuchungen über die Umwandlung stickstofffreier Reservestoffe usw. im hiesigen Institut ausgeführt und ausführlich beschrieben sind. An dieser Stelle sind auch alle Kautelen berücksichtigt bezüglich der Menge der zu verwendenden Kalilauge und $BaCl_2$-Lösung, sowie alle bei der Berechnung auf CO_2 zu beachtenden Faktoren.

Alle Versuche wurden übrigens im Wärmezimmer des hiesigen Institutes bei einer Temperatur von 22,5° C. ausgeführt.

Einiger Fehlerquellen wäre jetzt noch zu gedenken. Ein scheinbarer Übelstand ist es, daß nicht ganze Pflanzen geprüft werden konnten, sondern nur Aststücke; hierdurch ist infolge der entstandenen Wundflächen eine Erhöhung der Atmung bedingt. Anderseits ist aber durch diese Methode auch die Möglichkeit geboten nur gleichmäßiges fehlerfreies Material auszuwählen, was sonst nicht durchführbar wäre. Der Fehler wurde weiterhin dadurch verringert, daß möglichst lange, glatte Aststücke und zwar stets in gleicher Anzahl benutzt wurden, sodaß die gleiche Anzahl Wunden vorhanden war, also auch ungefähr die gleiche Atmungssteigerung eintreten mußte. So konnte dieser Fehler ganz übersehen werden, vor allem da, wie ich schon jetzt betonen möchte, in Hinblick auf die Fragestellung nur die Ermittlung der relativen, nicht der absoluten Atmungswerte bezweckt wurde.

Ein größerer Fehler ist in der Tatsache zu suchen, daß an den verschiedenen Tagen nach Einbringung des Materials in das Wärmezimmer die Atmung auch eine verschieden starke ist. Dies wird besonders in der kalten Jahreszeit hervortreten. Während nämlich im Sommer die Versuchstemperatur von 22,5° C. ungefähr einer optimalen Temperatur im Freien entspricht, übt derselbe Wärmegrad im Winter einen starken Reiz aus[2]). In einem solchen

1) Beihefte z. bot. Centralbl. 1905, Bd. 19, Abt. I, p. 95.

2) Aus diesem Grunde wäre es vielleicht ratsamer gewesen, die Versuche bei einer niedrigeren Temperatur (ca. 15—18°) anzustellen. Dies ließ sich aber aus praktischen Gründen nicht ausführen, zumal ich die Anzahl der Versuche nicht einschränken wollte; ich mußte daher zu denselben die kühlste Abteilung des hiesigen Wärmezimmers benutzen.

Falle pflegt, wie Müller-Thurgau gelegentlich seiner Atmungsversuche bei Kartoffeln feststellte[1]), die Atmung zuerst bis zum 2. oder 3. Tage zu steigen, dann bis zum Ende der Woche resp. schon früher auf eine gewisse Intensität zu sinken, die sich in der Folge ungefähr gleich bleibt. Da meine Versuche stets eine Woche umfaßten, so verteilte sich die anfängliche Erhöhung der Atmung auf die übrigen Tage und der Fehler wurde zum größten Teil ausgeglichen. Allerdings blieb derselbe in gewissen Grenzen bestehen, wenn auch nicht in dem Umfang, wie die folgenden Zahlen auszusagen scheinen: Ich erhielt zB. bei *Fagus*

	9. I.—16. I.—23. I. 04	11. V.—18. V.—25. V. 05	
1. Woche	0,810 g	0,637 g	CO_2 pro 100 g Frischgew.
2. Woche	0,651 "	0,419 "	

Hier fällt es auf, daß die größere Senkung der Atmung in der zweiten Woche nicht im Winter (Januar) sondern im Mai zu bemerken ist. Dies läßt vermuten, daß an derselben noch ein zweiter Faktor und zwar wohl in stärkerem Maße beteiligt ist. Während nämlich die Äste unter den angegebenen Bedingungen in der ersten Woche vollkommen frisch blieben und Callus produzierten, stellten sich später Pilze ein und auch die Lebensfähigkeit der Versuchsobjekte schien abzunehmen. Dieser Umstand vereitelte auch meine Absicht, die Versuche stets über zwei Wochen auszudehnen, und ich mußte mich mit den Resultaten der ersten Woche begnügen.

Da die Atmungsgrößen auf das Frischgewicht des Holzes bezogen wurden, konnte endlich eine letzte Fehlerquelle durch den verschiedenen Wassergehalt des Holzes, der in den einzelnen Jahreszeiten ziemlich ansehnliche Unterschiede aufweisen kann, bedingt werden. Nach R. Hartig[2]) beträgt der Wassergehalt bei der Birke 38,6 bis 52,1 %, während bei den härteren Hölzern geringere Differenzen vorkommen. So fand dieser Autor zB. für die Eiche Schwankungen des Wassergehaltes zwischen 41,8 % und 45,9 %, für die Rotbuche zwischen 40 % und 47 %. Da nun die von mir untersuchten Hölzer mit in die letztere Kategorie fallen, so ist dieser Fehler gering und kann demnach wohl vernachlässigt werden.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen will ich zur Besprechung meiner Versuchsergebnisse übergehen. Als Versuchsobjekte wurden

1) a. a. O., p. 862.

2) Untersuch. aus dem forstbotan. Institut München 1882, Bd. II, p. 62—82.

vier Arten: *Fagus silvatica*, *Quercus rubra*, *Tilia parvifolia*, *Aesculus neglecta* benutzt, welche mir in kräftigen Bäumen des hiesigen Botanischen Gartens zur Verfügung standen. Das Material wurde stets denselben Bäumen entnommen. Verwendet wurden jedesmal zwischen 200 und 120 g, doch bei jeder Art stets annähernd die gleiche Menge. Die Zahlen in den Tabellen beziehen sich auf die von 100 g Frischgewicht während sieben Tagen produzierte Kohlensäure. Die Versuche (stets zwei Parallelversuche) wurden tunlichst in Abständen von ca. zwei Monaten durchgeführt; und nur wo dies aus praktischen Gründen nicht durchführbar war, mußte eine andere Anordnung gewählt werden.

Als Anhang zu den folgenden Tabellen gebe ich einige Bemerkungen über den Stand der Laubentwicklung und des Dickenwachstums der betr. Bäume zur Zeit der einzelnen Versuche. Diesen Wachstumsvorgängen wandte ich zuerst ganz besonders meine Aufmerksamkeit zu, da ich glaubte, daß dieselben sich durch eine starke Steigerung der Atmung dokumentieren würden; eine Ansicht, welche sich wie die folgenden Resultate zeigen, nur teilweise bestätigte; denn es ergab sich auch für den größten Teil der Ruheperiode eine relativ hohe Atmungsintensität.

Fagus silvatica.

4—6 jährige Äste.

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	
Beginn des Versuches	4. V. 1904	24. VI. 1904	28. VII. 1904	25. X. 1904	22. XI. 1904	15. III. 1905	11. V. 1905	
Versuch a	0,768	1,230	1,028	1,063	0,944	0,984	0,637	= g CO_2 für 100 g Substanz
Versuch b	0,768	1,306	1,172	0,985	1,005	0,911	—	
Mittelwert	0,768	1,268	1,100	1,024	0,974	0,947	0,637	

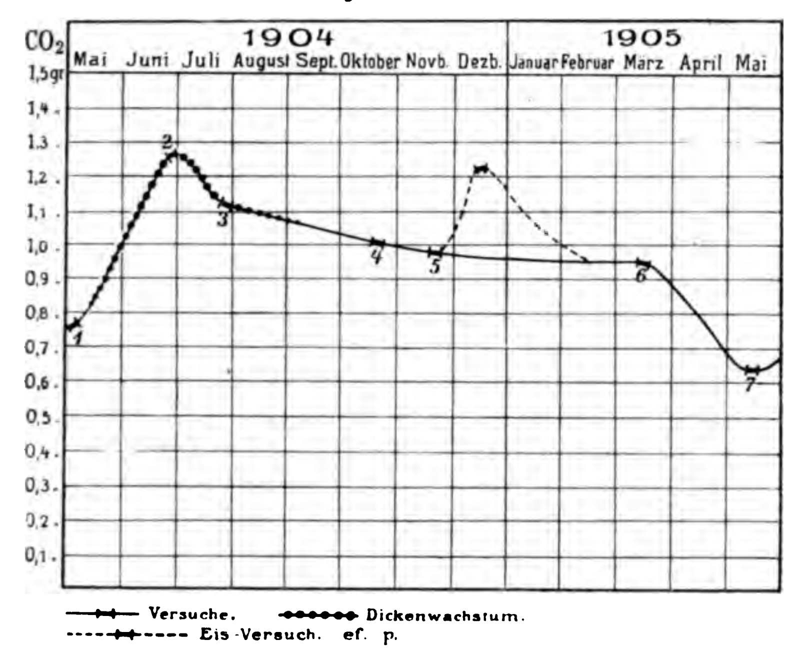
Bei Beginn des Versuchs 1 waren die Knospen stark gestreckt und im Begriff sich zu entfalten, das Dickenwachstum hatte noch nicht begonnen. Die Atmung zeigt den geringsten Wert des Jahres. Später bei Versuch 2 und 3 war starkes Dickenwachstum vorhanden, demgemäß auch eine gesteigerte Atmung. Während der Versuche 4—6 war das Kambium in Ruhe, die Atmung bleibt jedoch relativ hoch. Bei Beginn des Versuches 7 endlich hatten sich die Knospen bereits entfaltet, das Kambium ist noch in Ruhe, die Atmung weist wieder den größten Tiefstand auf.

Die Mittelwerte der in der Tabelle angegebenen Atmungs-

resultate sind unter gleichzeitiger Berücksichtigung des derzeitigen Dickenwachstums in der folgenden Figur graphisch dargestellt. Die Kurve zwischen den einzelnen Versuchen veranschaulicht die in der Zwischenzeit zu vermutende Atmungshöhe.



Fagus silvatica.



Quercus rubra.

4—7 jährige Äste.

Nr.	1	2	3	4	5	6	
Beginn des Versuches	25. II. 1904	25. IV. 1904	16. VI. 1904	28. VII. 1904	3. XI. 1904	15. XII. 1904	
Versuch a	0,805	1,079	1,395	1,314	1,086	1,251	g CO_2.
Versuch b	—	1,153	1,447	1,360	1,063	1,328	
Mittelwert	0,805	1,116	1,421	1,337	1,074	1,287	

Versuch 1 zeigt den niedrigsten Atmungswert, das Kambium befindet sich in Ruhe. Bei Versuch 2 waren die Triebe schon einige cm lang und das Kambium hatte schon eine Reihe großer Gefäße gebildet; demgemäß war die Atmung kräftiger. Versuch 3 und 4 zeigen starkes Dickenwachstum, daher ist auch die Atmungsintensität am größten. Bei Versuch 5 und 6 ist das Kambium in

Ruhe. Versuch 5 zeigt eine Senkung des Atmungswertes im Vergleich zum Sommer, immerhin bleibt derselbe aber noch so hoch, wie der des April, in welchem Monat bereits die Kambialtätigkeit begonnen hatte. Endlich ist bei Versuch 6 eine gesteigerte Atmung zu bemerken und zwar vermutlich infolge einer vorhergehenden Frosteinwirkung, eine Tatsache, auf welche ich noch zurückkommen werde.

Aesculus neglecta Lindl.

3—5 jährige Äste.

Nr.	1	2	3	4	5	6	
Beginn des Versuches	25. IV. 1904	16. VI. 1904	28. VII. 1904	25. X. 1904	15. XII. 1904	15. III. 1905	
Versuch a	0,746	1,698	1,706	1,211	1,197	1,279	g CO_2
Versuch b	0,779	1,706	1,806	1,240	1,237	1,197	g CO_2
Mittelwert	0,762	1,702	1,756	1,225	1,217	1,238	g CO_2

Bei Beginn des Versuches 1 hatten die jungen Triebe bereits Blütenknospen gebildet, waren also ca. 3 Wochen alt, dagegen waren im Kambium kaum die ersten Teilungen zu bemerken. Die Atmung zeigt einen sehr geringen Wert. Bei Versuch 2 und 3 war sehr kräftiges Dickenwachstum vorhanden und die Atmung deshalb auch stark. Während der Versuche 4—6 ruhte das Kambium. Die Atmung war bei diesen annähernd gleich stark und zwar relativ hoch im Vergleich zur Frühjahrsatmung.

Tilia parvifolia.

2—3 jährige sehr starke Äste.

Nr.	1	2	3	4	5	
Beginn des Versuches	25. IV. 1904	17. VI. 1904	3. XI. 1904	15. XII. 1904	15. III. 1905	
Versuch a	1,840	1,812	1,650	1,285	1,275	g CO_2.
Versuch b	1,594	1,558	1,640	1,149	1,337	g CO_2.
Mittelwert	1,717	1,685	1,645	1,217	1,306	g CO_2.

Bei Beginn des Versuches 1 waren die Triebe schon einige cm lang (ca. 14 Tage alt), das Kambium hatte bereits eine Reihe großer Gefäße gebildet und war in lebhafter Tätigkeit; demgemäß war die Atmung sehr stark. Während des Versuches 2 herrschte ebenfalls kräftiges Dickenwachstum bei dementsprechender starker Atmung. Vers. 3 zeigt, obwohl das Kambium schon einige Zeit in Ruhe ist, noch eine ebenso hohe Atmungsintensität wie zur Zeit der Kambialtätigkeit. Während der Versuche 4 und 5 war das

Kambium in Ruhe, die Atmung weist, obwohl eine Senkung eingetreten ist, noch eine recht ansehnliche Intensität auf.

Überblicken wir nun die im Jahreszyklus erhaltenen Resultate bezüglich der Atmungsintensität der Aste der vier geprüften Holzgewächse (vgl. die Kurve für *Fagus*), so treten uns folgende Tatsachen entgegen. Die Atmung der unter gleichen Temperaturbedingungen untersuchten Äste steigt im Frühjahr mit Beginn des Dickenwachstums bis zu einer gewissen Höhe, auf welcher sie sich bis zum Ausklingen desselben annähernd erhält. Die Entfaltung der Knospen hat auf die Erhöhung der Atmung der älteren Aste gar keinen Einfluß, was erklärlich erscheint, da ein direkter Zusammenhang zwischen diesen und den Knospen nicht besteht.

Gegen Mitte August ist das Dickenwachstum des Holzkörpers vollendet, während dasjenige der Rinde noch schwach weiter bis zum Vegetationsschluß andauert[1]). Demnach wäre im September bereits eine Senkung der Atmung zu erwarten. Leider konnte zu dieser Zeit kein Versuch ausgeführt werden. Die nächsten Versuche vom Ende Oktober resp. Anfang November zeigen bei allen Arten bis auf *Tilia* die vermutete Senkung der Atmung; bei *Tilia* konnte dagegen diese Senkung erst Mitte Dezember konstatiert werden. Bei den anderen Hölzern wurde ungefähr die gleiche Atmungsintensität wie im Oktober auch im Dezember und März bis auf eine Ausnahme festgestellt. Ich schließe daraus, daß sich dieselbe während des ganzen Winters unter entsprechenden Temperaturbedingungen auf annähernd derselben Höhe erhält.

Diese hohe Atmungsintensität, welche von der Pflanze während ihrer Ruheperiode bei Darbietung günstiger Bedingungen entfaltet wird, verdient eine besondere Beachtung. Denn die Atmung ist nur um $^1/_3$ bis $^1/_4$ geringer wie diejenige zur Zeit der lebhaftesten Kambialtätigkeit, während welcher doch ein lebhafter Baustoffwechsel stattfindet.

Aus diesen Tatsachen geht jedenfalls hervor, daß die Atmungsintensität nur in relativ geringem Grade von den sichtbaren Arbeitsleistungen abhängt, wie sie zB. bei der Organbildung zutage treten. Darin könnte man einerseits einen Mangel an selbstregulatorischer Tätigkeit erblicken, wie etwa in der bekannten

---

1) Vgl. Strasburger, Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen, 1891, p. 482, 500, und die dort zitierte Literatur, sowie diese Arbeit p. 19.

Temperaturkurve der Atmung, die ohne Optimum bis zur Schädigung der Pflanze ansteigt[1]). Andrerseits könnte man aber auch annehmen, daß bei bestimmter Temperatur auch eine bestimmte Atmungsintensität zur Erhaltung des lebendigen Getriebes im Protoplasten notwendig ist, ohne Rücksicht auf etwaige Arbeitsleistungen nach außen. Wir vermögen diese zuletzt aufgeworfene Frage aber um so weniger zu beantworten, als wir auch noch nicht wissen, wieviel von der Atmungsintensität einer austreibenden und wachsenden Pflanze auf diese Seite der Lebenstätigkeit verwandt wird.

Spielt nun das erstere der angedeuteten Momente die Hauptrolle, so würde die Ausnützung der produzierten Energie im Frühjahr in ökonomischerer Weise erfolgen, indem dann ein Teil der im Winter nutzlos verloren gehenden Energie zur Unterhaltung der Wachstumsfunktionen Verwendung finden würde. Der Umstand, daß, wie schon in Müller-Thurgau's Versuchen, so auch hier offenbar eine Beeinflussung der Atmungsintensität durch die jeweils vorhandenen Glukosemengen zu erkennen ist, deutet in der Tat auf beträchtliche Unvollkommenheiten in der Selbstregulation des Atmungsprozesses hin. Dafür sprechen auch die folgenden Beobachtungen, bei deren Diskussion wir zu dem Resultate gelangen werden, daß die Atmungsintensität allem Anschein nach durch die disponiblen Zuckermengen in hohem Maße beeinflußt wird.

Im vorhergehenden hatte ich nur den Einfluß der autogenen Ruheperiode auf die Atmungsintensität besprochen, nicht aber den Einfluß der Temperatur, welcher die Äste vor Beginn des Versuches während dieser Periode ausgesetzt waren. Aber auch diese muß bei diesbezüglichen Beobachtungen in Betracht gezogen werden. Denn schließlich ist es nicht gleichgültig, ob die Pflanzen frostfrei oder bei Gefriertemperatur und darunter gehalten wurden. Gerade der starke Einfluß der Gefriertemperatur während der Ruheperiode auf die späteren Wachstums- wie Stoffwechselvorgänge ist hinlänglich bekannt. So wissen wir zB. durch die praktischen Erfahrungen der Gärtnerei, daß durch eine längere Zeit andauernde Frostwirkung ein früheres Austreiben der Holzgewächse gegen den Schluß der Ruheperiode hin erzielt werden kann.

Bezüglich der Atmung ist durch die Untersuchungen von Müller-Thurgau[2]) festgestellt, daß eine längere Zeit andauernde

1) Vgl. darüber Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1897, Bd. 1, p. 572 und 321.

2) Landw. Jahrb. 1885, Bd. 14, p. 862.

niedere Temperatur (0°)[1]) vor der Einbringung der Kartoffeln in einen warmen Raum eine ganz enorme Steigerung der Atmung während der ersten Versuchswoche im Vergleich zur Normalatmung veranlaßt. Diese gesteigerte Atmung kommt nach Müller-Thurgau's Ansicht indirekt durch den infolge der niedrigen Temperatur in größerer Menge dem Plasma zur Disposition stehenden Zucker zustande, also nicht etwa direkt durch Reizwirkung auf das Plasma.

Auch Schmidt konstatierte gelegentlich seiner schon zitierten Untersuchungen[2]) bei Blättern von *Rhododendron* nach einer vorhergegangenen Frostnacht eine starke Erhöhung der Atmung.

Über den Einfluß der Gefriertemperatur auf die Atmung der Holzgewächse wissen wir dagegen noch nichts. Daher war es bei den vorliegenden Studien geboten, wenigstens einen orientierenden Versuch hierüber einzuschieben. Da längere Frostperioden im Freien während der ersten Hälfte der Ruheperiode (bis Ende Dezember 1904) nicht eintraten, mußte das Versuchsmaterial künstlicher Kälte ausgesetzt werden. Ich benutzte hierzu Äste von *Fagus silvatica*, die in einen Glaszylinder gebracht wurden, welcher sich in einer Kältemischung befand. Die Temperatur betrug ziemlich konstant —2°. Vergleichsmaterial wurde bei einer Durchschnittstemperatur von + 5° aufbewahrt. Nach Ablauf von 7 Tagen wurde das gefrorene Material für 24 Stunden zum Auftauen in den gleichen Raum wie das Vergleichsmaterial gebracht und dann je zwei Proben des gefrorenen und nicht gefrorenen Materials zur Atmung angesetzt.

Es ergaben sich folgende Atmungswerte:

Fagus silvatica. 4—6jährige Äste.

Beginn des Versuchs	Nicht gefrorene Äste	Gefrorene Äste
22. XI 04	0,944 1,005	1,237 1,197
Mittelwert:	0,974	1,217

Es zeigte sich also einwandfrei, daß auch bei Holzgewächsen während der Ruheperiode durch vorhergehende Frostwirkung eine recht ansehnlich gesteigerte Atmung erzielt werden kann. Zu beachten ist, daß, während das nicht gefrorene Vergleichsmaterial die gleiche Atmungsintensität wie die Oktober-Proben zeigte (vgl.

1) Eine niedrigere Temperatur ist bei Kartoffeln wegen des leichten Erfrierens nicht anwendbar.

2) Fünfstücks Beitr. z. wiss. Bot. 1903, Bd. 5, p. 80.

die Atmungskurve p. 41), die gefrorenen Äste einen Atmungswert erreichten, welcher demjenigen vom Juli — also zur Zeit stärkster Kambialtätigkeit — gleich kam. Auf welche Weise diese Atmungssteigerung zustande kommt, ob direkt durch Reizwirkung der Kälte auf das Plasma oder indirekt durch den infolge der Kältewirkung in größeren Mengen disponibel gemachten Zucker, läßt sich vorläufig nicht entscheiden, jedoch erscheint nach den bisherigen Beobachtungen die letztere Annahme als die wahrscheinlichere.

Denn die bezüglich dieser Frage allerdings noch unzureichenden Untersuchungen von Niklewski[1]) lassen vermuten, daß bei Temperaturerniedrigung größere Mengen von Zucker gebildet werden, und dann lägen die Verhältnisse ähnlich wie die von Müller-Thurgau für die Kartoffel beschriebenen. Allerdings dürfen wir aber auch andererseits eine eventuelle Einwirkung des Frostes als direkten Reiz auf das Plasma nicht übersehen. Denn auch derartige Reize sind bekannt und können zur Erhöhung der Atmung führen. Ich erinnere nur an die durch Johannsen bekannt gewordene Wirkung des Ätherisierens, welche noch insofern eine gewisse Ähnlichkeit mit der Frostwirkung hat, als auch sie allerdings in viel stärkerem Maße eine Abkürzung der Ruheperiode bewirken kann. Diese letztgenannten Reizwirkungen pflegen aber schneller vorüberzugehen, und so gewinnt die Annahme, daß die gesteigerte Atmung tatsächlich durch die infolge der Frostwirkung produzierten Zuckermengen bedingt sei, an Wahrscheinlichkeit.

Die Zeit für die Versuche über die Atmungstätigkeit der Holzgewächse während der Ruheperiode war insofern günstig gewählt, als größere Frostperioden den Versuchen meist nicht unmittelbar vorangegangen waren. Das Bild der autogenen Ruheperiode war also nicht durch aitiogene Erscheinungen getrübt. Eine Ausnahme machen die Versuche vom 15. Dezember; hier waren einige Frosttage vorausgegangen. Bei *Tilia* sowie *Aesculus* scheinen diese keinen Einfluß gehabt zu haben; jedoch genügten dieselben bei *Quercus*, um eine ziemlich starke Erhöhung der Atmung zu erzielen.

Übrigens kann uns diese hohe Atmungsintensität im Winter auch die Tatsache erklärlich machen, daß Pflanzen, welche längere Zeit vor Beendigung ihrer Ruhezeit zum sogenannten Treiben in warme Räume gebracht wurden, mit der Zeit derart leiden, daß sie später gar nicht oder nur dürftig austreiben. Die zur Ent-

1) Beihefte z. Bot. Centralbl. 1904, Bd. 19, Abt. 1, p. 90.

wicklung der Knospen notwendigen Kohlehydrate sind dann eben schon zum größten Teil veratmet, wenn die Pflanzen ihrer inneren Disposition nach fähig wären, ihre Knospen zu entfalten. In der Tat erhält diese Ansicht eine Bestätigung durch eine Beobachtung von A. Fischer[1]). Es fand dieser Forscher einen Ast von *Tilia*, welchen er bereits im Oktober in ein warmes Zimmer gebracht hatte, im Dezember stärkefrei und nahm an, daß die Stärke veratmet sei. Trotz günstigen Aussehens hatte der Ast die Fähigkeit verloren, auszutreiben.

Auf eine letzte Erscheinung habe ich endlich noch die Aufmerksamkeit zu lenken, und zwar ist dies die tiefe Senkung der Atmung im Frühjahr, also gerade zu einer Zeit, wo man von vornherein bereits eine Atmungssteigerung erwarten sollte. Dieselbe fiel bei *Aesculus* in die letzte Hälfte des April, bei *Fagus* in die erste Hälfte des Mai. *Aesculus* hatte bereits ihr Laub entwickelt, während sich bei *Fagus* die Knospen gerade streckten (Vers. 1904) resp. entfalteten (Vers. 1905). Bei *Tilia* war keine Senkung der Atmung zu konstatieren und bei *Quercus* trat eine solche schon Anfang März ein.

Ich glaubte zuerst einer zufälligen Erscheinung gegenüber zu stehen, da *Fagus* noch kein Laub hatte, dagegen *Aesculus* so voll belaubt war wie *Tilia* und *Quercus*, und aus diesem Grunde ebenso wie diese eine gesteigerte Atmung erwarten ließ. Der Zweifel klärte sich jedoch bald auf, als ich das Kambium der betreffenden Bäume einer Durchsicht unterzog. Es ergab sich, daß *Fagus*, aber auch *Aesculus* noch kein Dickenwachstum zeigten, während *Quercus* und *Tilia* bereits einen Ring großer Gefäße gebildet hatten.

Es zeigte sich also dort nur eine Senkung der Atmung, wo das Dickenwachstum noch nicht begonnen hatte, während die Blattentfaltung, wie es scheint, gar keinen Einfluß hatte. Vorsichtshalber wiederholte ich übrigens den Atmungsversuch für *Fagus* im letzten Frühjahr (Mai 1905), als die Blätter sich bereits entfaltet hatten, und fand bei gleichem Zustand des Kambiums eine sogar noch stärkere Depression der Atmung. Vermutlich tritt auch bei *Tilia* eine solche Senkung ein, nur entsprechend früher, vielleicht schon im März, wie bei *Quercus*.

Eine Erklärung für diese Tatsache ist nicht eher zu geben, bevor wir eine genaue Kenntnis der Menge, Verteilung und des

1) Jahrb. f. wiss. Botan. 1891, Bd. 22, p. 126.

Verbrauches der veratembaren Reservestoffe während der verschiedenen Vegetationsphasen besitzen. Dann könnte aber vielleicht ermittelt werden, ob nicht infolge der schnellen Ableitung der Glukose in die Gefäße usw. und einer nicht genügend rasch folgenden Stärkelösung zeitweiser Mangel an löslichen Kohlehydraten in den lebenden Zellen entsteht und deswegen die Atmung sinkt.

Mit diesen wohl am schwersten zu deutenden Befunden schließe ich diese Untersuchungen über die Atmung der Holzgewächse während der Ruheperiode, deren Resultate ich nur noch in kurzen Worten zusammenfassen möchte.

Es kam mir darauf an zu zeigen, daß in gleicher Weise wie für einige Wachstumsfunktionen und den Stoffwechsel auch für die Atmung der Holzgewächse keine Ruheperiode besteht, sondern daß dieselbe im Winter unter günstigen Bedingungen eine relativ hohe Intensität erreichen kann. Wir müssen daher vermuten, daß das Ausmaß der Atmung nicht nur durch die Größe der für die derzeitigen Wachstumsleistungen erforderlichen Betriebsenergie, sondern neben der zur Erhaltung des lebendigen Getriebes im Protoplasten erforderlichen Intensität auch durch die Menge des disponiblen veratembaren Reservematerials bestimmt wird.

Eine Steigerung der Atmungsintensität mit dem Ausklingen der autogenen Ruheperiode findet nicht statt, vielmehr scheint gerade vor Beginn der Kambialtätigkeit die tiefste Senkung der Atmungsintensität (wenigstens für mehr als einjährige Äste) einzutreten.

Weiterhin konnte noch festgestellt werden, daß eine längere Zeit andauernde Frostwirkung eine gesteigerte Atmungsintensität zur Folge hat, welche die zur Zeit der Kambialtätigkeit herrschende erreicht.

Ich möchte diese Ausführungen nicht schließen, ohne Herrn Geheimrat Prof. Pfeffer, auf dessen Anregung ich diese Arbeit im Winter 1903/4 in Angriff nahm, für sein freundliches Interesse zu danken, das er ihrem Fortschreiten entgegenbrachte.

Leipzig, Dezember 1905.

Pleomorphismus, Auxosporen und Dauersporen bei Melosira-Arten.

Von

Otto Müller.

Mit Tafel I u. II und 3 Textfiguren.

Herrn Dr. C. H. Ostenfeld in Kopenhagen verdanke ich fünf Planktonfänge aus isländischen Süßwasserseen:

1. Süßwasserteich bei Heidi, Süd-Island. 28. Juli 1901.
2. Thingvallavatn, Süd-Island. 14. Dezember 1902.
3. Thingvallavatn. 23. Januar 1903.
4. Thingvallavatn. 31. März 1903.
5. Thingvallavatn. 30. Juni 1903.

Der See von Heidi liegt im Tale Mýrdalur, nahe der Südküste von Island, 63° 28 nördlicher Breite[1]). Der See wird durch mäßig hohe Berge, Arnarstakksheidi, von der 4—5 km entfernten Seeküste getrennt und liegt wenige hundert Fuß über dem Meere. Die Planktonproben wurden am 28. Juli 1901 von Herrn Mag. H. Jonsson vom Ufer aus durch Auswerfen des Netzes entnommen, stammen also aus geringer Tiefe. — Das Plankton von Heidi hat im ganzen keinen alpinen Charakter, da die charakteristischen alpinen Formen, *Cyclotella*, *Stichogloea*, *Sphaerocystis* fehlen. Wie in den nördlichen Tieflandseen Zentral-Europas herrschen *Dinobryon*- und *Melosira*-Arten vor, doch fehlen die Sommerformen dieser Seen. Das Herbst-, Winter-, Frühlings-Klima ist das des nördlichen Zentral-Europas und des südlichen Skandinaviens, aber der Sommer wird übersprungen.

Der See Thingvallavatn[2]) liegt im südwestlichen Teile Islands, etwa 64° nördl. Breite. Die Länge beträgt 16 km, die größte

---

1) Ostenfeld, C. H., Studies on Phytoplankton II. A. Sample from a Lake in Iceland. Botanisk Tidsscrift. Vol. 26, p. 231. Kopenhagen.

2) Ostenfeld, C. H. und C. Wesenberg-Lund. Plankton of the two Icelandic Lakes, Thingvallavatn and Myvatn. Proceed. of the Royal Society of Edinburgh. Vol. XXV, p. 1103 ff.

Breite 8 km; Wasserfläche ca. 115 qkm; mittlere Tiefe 35 m, größte Tiefe 110 m; Oberfläche 106 m über Meer. Der See ist eine Kombination von einem Lava- und Gletscher-See; der größte Teil des Wassers rührt von Quellen am Boden. — Die höchste Wassertemperatur 11° C. wurde am 14. Aug. 1902 beobachtet; vom 14. Aug. bis 31. Okt. sank dieselbe auf 5° C., blieb stationär bis 14. Dezbr., hiernach fiel sie auf 1° C. bis 16. März 1903 und stieg nicht bis 16. April, am 30. Juni erreichte sie 8,5°. Der See fror also während des ganzen Winters nicht zu; die Wassertemperatur folgte der Lufttemperatur nur sehr langsam. Im Hinblick darauf, daß Thingvallavatn nur kurze Zeit und nicht einmal jedes Jahr mit Eis bedeckt ist, darf der See nicht als ein arktischer gelten; derselbe Umstand unterscheidet ihn auch von den alpinen Hochseen. Der fehlenden Sommertemperaturen wegen, ist er jedoch als ein nordischer See zu betrachten. Das Plankton wurde der Oberfläche entnommen.

Die Aufsammlungen aus diesen beiden Seen enthielten unter anderm *Melosira crenulata* Kütz., ferner eine neue Subspezies von *Melosira italica* Kütz. mit zweierlei Zelltypen und Auxosporen und eine neue *Melosira* aus der Gruppe von *M. granulata*, ebenfalls mit verschiedenen Zelltypen und Auxosporen.

Im April dieses Jahres (1905) erschien im Plankton des Zürichersees plötzlich und massenhaft eine *Melosira* mit Auxosporen, während in diesem See ein Melosiren-Plankton bisher nicht beobachtet wurde. Herr Professor C. Schroeter in Zürich hatte die Güte, mir eine Probe zu übermitteln, und es zeigte sich, daß diese Züricher *Melosira* in einem nahen verwandtschaftlichen Verhältnis zu der isländischen subarktischen *Melosira* steht. Möglich, daß sie aus der montanen Region stammt, von wo sie in den See eingeschwemmt wurde.

Von Herrn E. Lemmermann in Bremen empfing ich eine Aufsammlung aus eingetrockneten Gräben der Rieselfelder von Neu-Ruppin vom April 1898, gesammelt von C. Warnstorf, *Melosira crenulata* Kütz., *Melosira italica* Kütz. mit Auxosporen, aber auch *Melosira laevis* (Ehr.) Grun. enthaltend.

Diese drei Aufsammlungen gestatteten eine eingehendere Untersuchung ihrer bisher unbekannten Formen mit verschiedenen Zelltypen und der Auxosporen. In dem Material von Neu-Ruppin aber fand ich Dauersporen von *Melosira italica;* meines Wissens ist das Vorkommen von Dauersporen bei Süßwasser-Bacillariaceen,

abgesehen von Zuständen mit doppelter Schalenbildung, bisher nicht beobachtet worden. Ich konnte feststellen, daß die unter dem Namen *Melosira laevis* (Ehr.) Grun. bekannte Art *Melosira italica* Kütz. im Zustande der Dauersporenbildung ist, und die Reichhaltigkeit und Länge der Fäden gestattete, die gesetzmäßige Bildung dieser Dauersporen zu ermitteln.

In zwei früheren Arbeiten[1]) beschrieb ich gewisse Verschiedenheiten der Membranen einzelner Zellen, bezw. deren Hälften, welche ich in einem und demselben Faden mehrerer *Melosira*-Arten beobachtet hatte. Die Erscheinungen wurden bisher übersehen oder als belanglose Anomalien betrachtet, obgleich Fäden mit mehreren Zelltypen bei näherer Untersuchung häufig gefunden werden, und die Verschiedenheit der Fadenelemente zuweilen auch eine sehr große ist. Vielfach aber tritt neben Fäden mit 1. ausschließlich typischer und mit 2. gemischter Zellform, 3. eine Fadenform auf, welche lediglich aus den heterogenen Elementen der gemischtzelligen Fäden bestehen. Letztere sind teilweise als eigene Arten aufgefaßt worden, und in der Tat ist deren Habitus ein so abweichender, daß nur die Fäden mit gemischten Zellelementen den Zusammenhang mit der genuinen Art erkennen lassen. Derartige Fadenverhältnisse stellte ich in den oben zitierten Arbeiten bei *M. nyassensis* O. Müller, *M. granulata* Ralfs, *Melosira ambigua* (Grun.) O. Müller und *M. argus* O. Müller fest.

Diese Erscheinungen, wonach die Membranen einzelner Zellen des Fadens bei der Teilung plötzlich auffallende Veränderungen erleiden, welche zur Entstehung unähnlicher Tochterfäden führen, in denen die Veränderungen bei weiteren Teilungen, soweit ersichtlich, konstant bleiben, faßte ich als dem Wesen der sprungweisen Mutation entsprechend auf und betrachtete die Fäden mit gemischten und diejenigen mit den heterogenen Zellformen als Subspezies der genuinen Art.

Ähnliche Beobachtungen machte H. Gran bald darauf an Rhizosolenien[2]); während aber die Melosirenzellen im Fadenverbande verbleiben, trennen sich die Zellen der Rhizosolenien

---

1) Otto Müller, Sprungweise Mutation bei Melosireen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1903, Bd. XXI, p. 336, Taf. 17. — Bacillar. aus d. Nyassalande. Zweite Folge. Englers Bot. Jahrb., Bd. XXXIV, p. 256, 263, 269, 275, Taf. III u. IV.

2) H. Gran, Diat. d. arktischen Meere, I, Diat. d. Planktons. Jena 1904, p. 524 ff.

sofort nach der Teilung, ohne Ketten zu bilden. H. Gran fand Zellen von *Rhizosolenia hebetata* Bailey im Plankton von der Grenze des Treibeises südlich von Jan Meyen, in Teilung, deren neue Schalen jedoch alle charakteristischen Eigenschaften der sehr verschiedenen *Rhizosolenia semispina* Hensen hatten. — Die Beobachtungen H. Gran's stimmen aber auch darin mit den meinigen überein, daß er mit Sicherheit nur eine einseitige Veränderung feststellen konnte; er sah *Rh. hebetata* sich in *Rh. semispina* verwandeln, nicht aber umgekehrt. — Ebenso bei den Melosiren: grobporige, dickwandige Zellen vermögen bei der Teilung feinporige, dünnwandige neue Hälften, feinporige Zellen wiederum feinporige hervorzubringen; aber ich habe bisher, mit einer einzigen zweifelhaften Ausnahme, nicht beobachtet, daß feinporige, dünnwandige Zellen neue grobporige, dickwandige Schalen erzeugen.

H. Gran bezweifelt indessen meine Auffassung dieser Vorgänge als sprungweise Mutation; er sagt, wenn auch der Rückgang des Prozesses noch nicht beobachtet wurde, so könnte er dennoch unter dem Einflusse von wechselnden äußeren Faktoren regelmäßig stattfinden; in diesem Falle sei eigentlich nur eine Art vorhanden und die Veränderungen seien Äußerungen eines gesetzmäßigen Dimorphismus. H. Gran fährt dann fort, daß möglicherweise die *Rh. hebetata*- und die *semispina*-Generation in einem Teile des Verbreitungsgebietes regelmäßig wechseln, daß aber z. B. in den wärmeren Teilen die Verhältnisse niemals für die Entwicklung von *Rh. hebetata*-Zellen günstig werden und dadurch sogar die *semispina*-Zellen die Fähigkeit verlieren können, wieder in die *hebetata*-Form umzuschlagen.

Inzwischen teilt auch G. Karsten[1]) in seiner neuesten ausgezeichneten Arbeit ähnliche interessante Beobachtungen mit. Er fand dickwandige, grob strukturierte Zellen von *Eucampia balaustium* Castr., denen nach seiner Angabe die Gürtelbänder vollständig fehlten, mit zu Fortsätzen ausgezogenen Polen, an welchen die Nachbarzelle mit den ihrigen festsitzt; daneben außerordentlich dünnwandige Zellen, deren Struktur nur andeutungsweise kenntlich war, die aber ungewöhnlich lange Gürtelbänder besaßen. Während die dickwandigen Zellen mehr in den tieferen Schichten von ca. 80 m sich aufhielten, gelangen die dünnwandigen in höhere Wasser-

---

1) G. Karsten, Das Phytoplankton des Antarkt. Meeres nach d. Mater. d. Deutsch. Tiefsee-Expedition, 1905, p. 21.

schichten bis 20 m aufwärts. G. Karsten hält die dünnwandigen Ketten für eine Sommerform, eine „Vegetationsgeneration", die dickwandigen für die zugehörige „Dauersporengeneration".

Einem anders gearteten Dimorphismus begegnete G. Karsten bei *Chaetoceras criophilum* Castr., dessen lange und starke Hörner plötzlich an den Mittelzellen von Kolonien nicht mehr zur Ausbildung gebracht werden. Demgemäß halten sich diese Kolonien ebenfalls in viel tieferen Wasserschichten auf, als es dem normalen Vorkommen entspricht.

Noch ausgeprägter ist die Veränderung von *Corethron inerme* Karsten, das zwei ganz verschiedene Gestalten annimmt, in Tiefen von 20 m meist mit systrophen Chromatophoren angetroffen wird und erst in tieferen Schichten von 100 m mit normalem Plasmakörper erscheint.

H. Gran zog bereits eine gewisse Analogie der dickwandigen *Rh. hebetata*-Zellen mit Dauersporen heran, die ja ebenfalls eine Art Dimorphismus repräsentieren. Er kennzeichnet aber die Unterschiede ihres Plasmaleibes und weist darauf hin, daß die Zellen nicht zu Boden sinken, sondern schweben bleiben, auch sich fortgesetzt teilen.

G. Karsten faßt diese von den typischen abweichenden Zellgestalten ebenfalls als Dauersporengeneration auf, die zwar nicht, wie die Dauersporen der neritischen Planktonbewohner, auf den Boden sinken, wohl aber in tieferen Schichten schwebend sich erhalten, bis sie zu neuer Vegetation und Vermehrung durch äußere Umstände oder durch die ihnen eigene Periodizität angeregt werden. Er bezeichnet sie deshalb als „Schwebesporengeneration". Karsten findet die Bedeutung dieses Verhaltens in der Abstimmung des Protoplasmakörpers der Spezies auf geringere Lichtintensität, die zu einer Art Ruhezustand führt.

Nach meiner Auffassung können aber die von mir bei den Melosiren beschriebenen verschiedenen Gestaltungsverhältnisse nicht aus dem Gesichtspunkte von Dauersporengenerationen betrachtet werden. Das Herabsinken in tiefere Wasserschichten ist im Müggelsee bei Berlin mit einer Maximaltiefe von ca. 8 m überhaupt nicht möglich; dennoch bilden die dickwandigen Fäden der *Melosira granulata* und *M. ambigua* zeitweise die Hauptmasse des Planktons[1]); gleichzeitig, aber in geringeren Mengen, erscheinen

1) E. Lemmermann, Phytoplankton des Müggelsees. Zeitschr. f. Fischerei, 1903, p. 73 ff.

die gemischtzelligen und dünnwandigen Generationen. — Im Nyassasee lebt die dickwandige *Melosira nyassensis* sowohl im Oberflächen-Plankton, als in Wasserschichten bis 130 m Tiefe, auch im Plankton des Ufers[1]). Die dickwandige *M. nyassensis* findet sich aber ebensowohl im Plankton des nur 2—3 m tiefen Malombasees, der vom Shire nach seinem Austritt aus dem Nyassa-See durchflossen wird. — Die dickwandigen Fäden von *M. ambigua* fand ich nur im Oberflächen-Plankton des Nyassasees, im Malombasee und im Plankton des Mbasi-Flusses.

Die dickwandige *Melosira granulata*-Form bildet, wie ich ferner beispielsweise anführen will, im Müggelsee lange, regelmäßig sich teilende Fäden mit Dornen zum Schweben an den Endzellen. Haben diese Fäden die Länge von etwa 32 Zellen erreicht, dann trennen sich die Mittelzellen unter Bildung neuer Dornen; der lange Faden zerfällt in zwei kürzere, die wieder zu langen Fäden auswachsen[2]). Nichts deutet auf einen Ruhezustand, dieser Vegetationszyklus dauert fort; nur einzelne Fäden bilden andere Zelltypen aus, die dann wieder die dünnwandigen Fäden erzeugen. Wären die grobporigen dickwandigen Fäden als Dauersporengeneration zu betrachten, dann würden die feinporigen dünnwandigen die typische Art darstellen, und die Verwandlung würde gerade umgekehrt erfolgen, die dünnwandigen Zellen müßten dickwandige erzeugen, was der Beobachtung widerspricht. — *Melosira islandica* aber liefert einen direkten Beweis dafür, daß ihre dickwandige Form mit grober Struktur nicht als Dauersporengeneration aufzufassen ist, sondern die typische Art darstellt, weil sie, wie ich später zeigen werde (s. p. 66), als solche aus der Keimung von Auxosporen hervorgeht. Bei *M. italica* habe ich überdies Dauersporen von wesentlich anderer Beschaffenheit angetroffen (s. p. 74).

In meiner Arbeit über die Mutation der Melosiren deutete ich bereits an, daß die dünnwandige feinporige Form möglicherweise durch Auxosporen in die dickwandige grobporige zurückschlagen könnte[3]). In der Tat eröffnet die Auxosporenbildung die besten Aussichten, der Frage, ob es sich bei diesen Erscheinnngen um die Entstehung einer neuen Art oder um Pleomorphismus handelt, näher zu kommen. Würden die veränderten Formen Auxosporen

1) O. Müller, Nyassaland. l. c. Zweite Folge, p. 285.

2) O. Müller, Kammern und Poren. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1901, Bd. 19, p. 199. — a. a. O. Nyassaland. Zweite Folge, p. 268, Taf. III, Fig. 7.

3) O. Müller, a. a. O. Mutation, p. 330.

erzeugen, die von den Auxosporen der genuinen verschieden sind, bezw. bei der Keimung wiederum die veränderte Zellform hervorbringen, so würde dies für Mutation sprechen. Umgekehrt würde der Rückschlag der veränderten Zellen in die typischen bei der Auxosporenkeimung die Zusammengehörigkeit dieser Formen in eine Art und die ganze Erscheinung als Pleomorphismus dieser Art erweisen. Bei der Seltenheit des Vorkommens von Auxosporen ist ein solcher Nachweis aber schwer zu erbringen. Von den bisher bekannten Melosiren mit gemischtzelligen Fäden ist *M. granulata* bei uns am häufigsten; ich habe aber bisher vergeblich nach Auxosporen dieser Art gesucht, obgleich ich durch die Güte des Herrn Dr. Schiementz in Friedrichshagen Material vom Müggelsee aus verschiedenen Monaten mehrerer Jahre zur Verfügung hatte; auch erwähnt Herr E. Lemmermann in der zitierten Arbeit über das Phytoplankton des Müggelsees das Vorkommen von Auxosporen nicht, obgleich dessen Untersuchungsmaterial alle Monate des Jahres umfaßte. Nach mündlicher Mitteilung hat auch Herr Professor Dr. Kolkwitz bei seinen vielfachen Untersuchungen verschiedener Gewässer zwar sehr häufig *M. granulata* angetroffen, aber niemals mit Auxosporen. Dennoch sind Auxosporen dieser Art in Norwegen beobachtet worden (s. p. 83). — Um so wertvoller ist das Plankton-Material von Island mit Auxosporen von *M. islandica*, deren Beobachtung zu dem Ergebnis führte, daß bei der Keimung ein Rückschlag in die typische Form erfolgt. Hiernach sind die vorher erwähnten Zweifel an der Richtigkeit meiner Auffassung dieser Vorgänge als Mutation, die H. Gran und auch G. Karsten[1]) aussprachen, begründet. Übrigens machte ich meine Auffassung auch ausdrücklich von der Konstanz der einseitigen Verwandlung abhängig[2]).

Durch Auffindung dieser pleomorphen Formen ist die Systematik der *Melosira*-Arten noch schwieriger und verwickelter geworden, als dies an sich schon der Fall war. Die Beschreibung hat auf scheinbar geringfügige Einzelheiten des Baues einzugehen; trotzdem wird ohne Kenntnis der Zwischenformen die Bestimmung mancher Arten unsicher oder überhaupt nicht möglich sein. Anderseits erweisen diese Zwischenformen den Zusammenhang scheinbar ganz verschiedener Arten. — Ich hatte den neuen Formen der vier bisher

---

1) Dessen Referat über H. Gran's Arbeit. Botan. Zeitung, 1904, Abt. II, p. 337.
2) O. Müller, a. a. O., Mutation, p. 331.

beschriebenen Arten besondere Namen gegeben. Diese müssen entfallen, nachdem sich der Pleomorphismus der Arten herausgestellt hat. Ich bezeichne die neuen Formen mit Status β, γ der genuinen Art Status α; sofern dieselben aber mit bereits benannten Arten zu identifizieren sind, wird der Name dieser hinzuzufügen sein.

Melosira islandica n. sp.

Theca zylindrisch, Pleuraseite rechteckig mit geraden Seiten und wenig abgerundeten Ecken. Disci kreisförmig, geradflächig, die benachbarten eng verbunden, an den Rändern etwas auseinander weichend, einen kleinen Pseudosulcus bildend. Discusfläche mit zahlreichen feinen, nach den Rändern gröberen Poren bedeckt; die Ränder mit kurzen Zähnchen besetzt, welche mit den gegenüberstehenden der benachbarten Discusränder alternieren. — Porenreihen auf der Mantelfläche geradlinig, der Pervalvarachse parallel oder wenig geneigt, in Abständen von 11—12 auf 10 μ; Poren gröblich, kreisrund 12—13 auf 10 μ in der Längsreihe. Bei den aus Auxosporen hervorgehenden Fäden 11 auf 10 μ, Poren seitlich verlängert und enger; 16 in der Längsreihe. — Zellwand stark, innere Mantellinie gerade; Sulcus eine starke, nach innen hervortretende Ringleiste. Hals kurz, Höhe[1]) 4—21 μ, Durchmesser 7—27 μ. Verhältnis des Durchmessers zur Höhe 1 : 0,15—2,1. Fadenlänge bis 29 Glieder.

Beobachtung: Die Höhen der Zellhälften sinken jedoch nur bei den aus der Keimung von Auxosporen hervorgehenden Fäden zuweilen auf 4 μ herab; am häufigsten sind Fäden von mindestens 9 μ, bei einem Durchmesser von 9—16 μ. Verhältnis des D : H 1 : 0,7—2,1. — Die schmalen Fäden von 7—10 μ Durchmesser haben in der Regel höhere Zellen, als die breiteren. Höhe 12—21 μ. Verhältnis des Durchmessers zur Höhe 1,9—3. Man kann dieselben als *Forma procera* bezeichnen.

Forma recta.

Fäden gerade; verhältnismäßig selten.

Forma curvata vel spiralis. Taf. I, Fig. 1.

Fäden mehr oder weniger gekrümmt, kreisförmig oder spiralig gewunden. Die dem Zentrum zugewendete Seite der Zellen ist

---

1) Höhe ist das Maß der halben Valva, in der Pervalvarachse vom Discus bis zum Rande des Halses gemessen. O. Müller, a. a. O., Nyassaland, p. 259.

verhältnismäßig kürzer als die nach außen gelegene. Bei einer Fadenlänge von mindestens 12 Gliedern erscheint der Kreis geschlossen, längere Fäden sind meistens spiralig gewunden. Kreisdurchmesser 127—222 μ. Fadenlänge bis 62 Zellen beobachtet.

Wohnen im Plankton von Süßwasserteichen Islands, Heidi und Thingvallavatn.

Forma curvata ist sehr häufig; leichter gekrümmte Fäden eingerechnet ist sie zahlreicher als *Forma recta*. Geschlossene Kreise oder Spiralen von 1½ Gängen kommen ungleich häufiger vor, als bei *Melosira granulata*. Die Ursachen, welche die Krümmung der Fäden veranlassen, sind unbekannt, wahrscheinlich spielt dabei eine Anpassung an die flutende Lebensweise eine Rolle, wie Ostenfeld[1]) vermutet, oder, wie Lemmermann[2]) glaubt, die Wasserbewegung; doch müssen noch andere Faktoren einwirken, weil beispielsweise die Zahl der geraden Fäden von *Melosira granulata* im Plankton des Müggelsees die gekrümmten bei weitem übersteigt; dasselbe ist bei der *Melosira* des Zürichersees der Fall (s. p. 67).

Eine ähnliche Form von Oregon (fossil) bildet Grunow in Van Heurck, Synopsis, Tab. 87, Fig. 19—22 als *Melosira spiralis* (Ehr.) Kütz. ab; doch ist der Abstand der Porenreihen, sowohl in pervalvarer, als auch in transversaler Richtung ungleich größer. Fig. 20 seiner Abbildung läßt deutlich zwei feinporige Hälften erkennen, indessen ist die Zellwand derselben weitaus zu dick gezeichnet.

Melosira islandica gehört zur Gruppe von *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs, unterscheidet sich von dieser Art aber wesentlich. *Melosira islandica* mangeln die langen, *M. granulata* eigentümlichen Dornen an den Endhälften der Fäden[3]). Die Porenreihen verlaufen durchweg annähernd parallel der Pervalvarachse und geradlinig; bei *M. granulata* ist dies nur in den Endhälften des Fadens der Fall, in der zugehörigen zweiten Hälfte der Endzelle sind sie bereits gegen diese Achse stark geneigt und verlaufen in allen anderen Fadengliedern in steilen Spiralen. Die Porenreihen von *M. islandica* stehen enger (11—12 auf 10 μ), als diejenigen von

---

1) Ostenfeld, a. a. O., Plankton of Icelandic Lakes, p. 1119.

2) Lemmermann, E. Beiträge z. Kenntnis der Planktonalgen. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1904, Bd. XXII, p. 17.

1) O. Müller, a. a. O., Nyassaland, p. 268, Tab. III, Fig. 6—8.

der feinporigen Zellen, bezw. der Hälften, kleiner, als die der grobporigen. — Ausnahmslos aber sind die gleichzeitig gebildeten jungen Hälften von gleicher Beschaffenheit, also beide grobporig und dickwandig oder feinporig und dünnwandig.

Eine Regel, nach welcher die grobporigen und die feinporigen Fadenelemente aufeinander folgen, habe ich weder bei den Arten aus dem Müggel- und Nyassasee, noch bei *M. islandica* auffinden können, es sei denn die häufige Wiederkehr der Formel 2 b + 2 c oder 2 c + 2 a + c + b; wohl aber ist eine solche bezüglich der Zahlenverhältnisse nachweisbar (s. p. 65).

Nicht selten habe ich außer der grobporigen und der feinporigen Zellart noch eine Mittelform beobachtet, welche schwächere Wände und feinere Poren als Zellart a, aber stärkere Wände und gröbere Poren als Zellart b aufweist (Taf. I, Fig. 2 mf.). Diese Zellart würde mir von zweifelhafter Bedeutung erscheinen, wenn nicht die gemischtzelligen Fäden der im Zürichersee aufgefundenen *Melosira* ausschließlich aus diesen und den feinporigen Zellen und Hälften zusammengesetzt wären, was mich u. a. veranlaßt eine nähere verwandtschaftliche Beziehung der Züricher Form zu *M. islandica* zu vermuten. — Auch bei der Besprechung der Auxosporen werde ich zeigen, daß dieser Zellform eine gewisse Bedeutung zukommt.

Die von mir beobachteten sehr zahlreichen Fäden des Status β haben einen Durchmesser von 6,5—16 μ, meistens aber von 8—13 μ, während der Durchmesser der grobporigen genuinen Art, die aus der Keimung von Auxosporen hervorgehenden Fäden eingerechnet, bis 28 μ beträgt. Die Erzeugung feinporiger Zellen und Hälften, welche zu den gemischtzelligen Fäden führen, scheint daher erst einzutreten, nachdem eine größere Reihe von Generationen vorangegangen und der normale Durchmesser von 28 auf mindestens 16 μ herabgesunken ist.

Status γ. n. stat.

Fäden nur aus der Zellart b bestehend, die im Bau vollkommen der entsprechenden Zellform des Status β gleichen. Höhe bis 13 μ, Durchmesser 7,5—14 μ.

Wohnt in Süßwasserteichen Islands. Thingvallavatn.

Die feinzelligen Fäden sind ungleich seltener als die grobzelligen und die gemischtzelligen; doch ist die häufigere Bildung feinzelliger Fäden vielleicht von der Jahreszeit abhängig. Mein Material aus Thingvalla stammt nur aus den Monaten Dezember

bis Juni. Ende März zeigen die gemischtzelligen Fäden jedenfalls die Neigung eine größere Anzahl feinporiger Zellen auszubilden, wie die folgenden Fadenformeln erkennen lassen.

11b + 2c + **6b** + 2a + **6b** + 2c + **b** + f . . .
4b + 2c + **6b** + 2c + **8b** + f . . .
21b + 2c

Auxosporen.

Herr Dr. Ostenfeld hat die Auxosporenbildung verfolgt und darüber anderweitig berichtet[1]). Ich beschränke mich hier im wesentlichen auf die äußeren Verhältnisse, Gestalt und Lage der Auxospore, den Bau der Sporenhaut, sowie auf Beobachtungen, die Beziehungen der gemischtzelligen Fäden von *Melosira islandica* zur Auxosporenbildung vermuten lassen.

Die Auxosporen von *M. islandica* entstehen zwischen den auseinander weichenden Gürtelbändern ihrer Mutterzellen. Das Plasma tritt aus beiden Schalen aus, wandert durch die Gürtelbänder hindurch und beginnt Schwellung und Abrundung zur Kugel erst, nachdem die Gürtelbänder völlig auseinander gewichen sind. Die Gürtelbänder werden daher auch nicht abgesprengt und die Sporenhaut bleibt mit keinem Teile in der Mutterzelle stecken. Auf das ungleiche Verhalten anderer Melosirensporen werde ich später besonders hinweisen (s. p. 83). — Nachdem die junge Auxospore sich abgerundet und mit einem Perizonium umkleidet, fällt, noch vor Ausbildung der Schalen, die jüngere Hälfte der Mutterzelle mit ihrem Gürtelbande nebst dem mit dieser Hälfte verbundenen Fadenteile ab. Die fertige Auxospore erscheint deshalb stets am Ende eines verhältnismäßig kürzeren Fadenteiles, Taf. I, Fig. 4. — Die normale Lage der Auxospore ist diejenige, in der ihre Pervalvarachse mit der Pervalvarachse der Mutterzelle zusammenfällt; zuweilen aber bilden diese Achsen einen spitzen Winkel, die Auxospore sitzt dann mehr oder weniger schief vor dem verbliebenen Gürtelbande.

Die kugelförmige Auxospore wird von einem Äquator umgürtet (Taf. I, Fig. 6), dem Halsteile der beiden halbkugeligen Valven. Gürtelbänder scheinen erst bei der Teilung ausgebildet zu werden. Der Durchmesser schwankt von 20—30 μ, während der Durchmesser der Mutterzellen 8—13 μ beträgt. Das Verhältnis des

1) Ostenfeld, a. a. O., Plankton of Iceland. Lakes, p. 1116.

Fadendurchmessers zum Durchmesser der Auxospore, die Variation, ist 1 : 2 — 2,6. — Porenreihen am Rande der halbkugeligen Valven 13—14 auf 10 μ; Poren zarter als die der Zellen *a*, rechtwinklig zur Richtung der Porenreihen etwas verlängert; nach der Kuppe zu lösen sie sich in mehr unregelmäßige Porengruppen auf. In den Längsreihen stehen die Poren enger als in den grobporigen Zellen *a*, etwa 16—18 auf 10 μ, gegen 12—13. Die Zellwand der Auxosporenschalen scheint etwas dünner, von einem sehr dünnwandigen, glatten Perizonium umgeben.

Die Auxosporenbildung von *M. islandica* ist verhältnismäßig reichlich; ich habe 33 Fälle eingehender untersuchen und dabei feststellen können, daß in diesen ausnahmslos die Auxosporen aus den gemischtzelligen Fäden des Status β hervorgingen. Mir ist kein Fall von Auxosporenbildung der genuinen, grobzelligen Art vorgekommen, obgleich deren Durchmesser bis auf 7 μ herabsinkt, ebensowenig des feinzelligen Status γ. Ich erwähnte bereits, daß nach zahlreichen Messungen der Durchmesser der gemischtzelligen Fäden von 6,5—16 μ schwankt; diese äußersten Grenzen werden aber nur sehr selten erreicht, in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle beträgt der Durchmesser 8—13 μ, und dieser Durchmesser stimmt genau mit dem Durchmesser der Fäden überein, aus denen die beobachteten Auxosporen hervorgingen.

Auffallend ist auch das gemeinsame Vorkommen des Status β und der Auxosporen. Das Thingvalla-Plankton vom 14. Dez. 1902 führt fast ausschließlich die genuine Art, dickwandige grobzellige längere, meist gekrümmte und spiralige Fäden von 7—22 μ Durchmesser. Gemischtzellige Fäden des Status β sind nur vereinzelt, feinzellige des Status γ gar nicht vorhanden. Auxosporen fehlen. Am 23. Januar 1903 indessen ist die Zusammensetzung des Planktons bereits eine wesentlich andere. Fäden des Status β mit niedrigen feinen und hohen grobporigen Elementen treten in größerer Menge auf und mit ihnen vereinzelte Auxosporen, sowie Keimungen, d. h. Fäden, deren Endhälften von halbkugeligen Auxosporenschalen gebildet werden. Am 31. März 1903 überwiegt Status β, auch Fäden des Status γ sind häufiger, und die Auxosporenbildung erreicht ihren Höhepunkt. Keimungen sind häufig. Ende Juni 1903 werden die Fäden des Status β und γ wieder selten, Auxosporen fehlen vollständig; die genuine grobzellige Art tritt in Fäden von 19—24 μ Durchmesser in den Vordergrund, das Fehlen der halbkugeligen

Auxosporenvalven an den Enden beweist aber, daß die Zeit der Keimungen vorüber ist, und diese breiten Fäden bereits Nachkommen voraufgegangener, aus Keimungen stammender Generationen sind. — Diese Beobachtungen stimmen mit denen Ostenfelds[1]) überein; sie ergeben auch u. a., daß die Auxosporenbildung von *Melosira islandica* in die Zeit der niedrigsten Wassertemperatur, 1—2° C., fällt (s. p. 50).

Ostenfeld macht noch einige andere interessante Angaben über die zeitliche Entwicklung der beiden *Melosira*-Arten *M. islandica* und *M. italica* Subsp. *subarctica*. Die Fäden beider Arten waren Juli 1902 nicht selten; ihre Zahl verminderte sich aber schnell, sodaß sie in den späteren Sommermonaten, sobald die Temperatur 9,5° C. überstieg, sehr selten wurden. Im Herbst, bei einer Temperatur unter 8°, begannen sie sich zu vermehren, aber die eigentliche Entwicklung erfolgte erst bei einer Temperatur von 5°. Im Winter herrschen sie im Plankton vor; *M. islandica* erreichte im März bis April bei 1—2° ihr Maximum, *M. italica* Subsp. *subarctica* etwas später, April bis Mai. Beide Arten bevorzugen daher eine niedrige Wassertemperatur. Beziehungen zum Licht waren nicht nachweisbar.

Eine Beziehung des Status β von *M. islandica* zur Auxosporenbildung dürfte nach diesem Befunde kaum abzuweisen sein; doch ist zu beachten, daß eine solche bei anderen *Melosira*-Arten mit gemischtzelligen Fäden nicht zu bestehen scheint (s. p. 81). Durch die Verschiedenheit der Fadenelemente würde diese Beziehung aber noch eine besondere Bedeutung gewinnen. Es fragt sich zunächst, welche der differenten Elemente werden zu Auxosporen-Mutterzellen? Bei dem erwähnten Mangel von Auxosporen im Fadenverbande gelang es leider nicht, die Struktur beider Schalen der Mutterzelle zu ermitteln; diese Feststellung wird kaum anders, als am lebenden Objekt möglich sein. Dagegen fand ich Auxosporen sowohl mit grobporigen, als auch feinporigen und mittelfeinporigen Hälften der Mutterzelle eines gemischtzelligen Fadens im Zusammenhange.

Die Folge der Elemente aller beobachteten 33 Fäden, aus denen Auxosporen hervorgingen, hier mitzuteilen, würde zu weit führen; ich beschränke mich auf die Angabe der Zusammensetzung der 7 Fäden, die Auxosporen an beiden Enden erzeugten, und

1) Ostenfeld, a. a. O. Plankton of Icelandic Lakes, p. 1110 u. 1115 ff.

typischen Zellen, nur erscheinen die Poren, der dünnen Wandung wegen, viel zarter. Die Höhen schwanken von 5—11,5 μ, die Durchmesser von 9—12 μ. Die Fäden mit den Durchmessern 4—8 μ erscheinen an sich dünnwandig. Jedenfalls herrschen die mittelfeinporigen Fäden im Plankton des Zürichersees so stark vor, daß die anscheinend gemischtzelligen sehr in den Hintergrund treten.

Bei der Vergleichung des aus dem Zürichersee stammenden Planktons fiel mir die Ähnlichkeit der darin enthaltenen *Melosira* mit den mittelfeinporigen Zellen von *M. islandica*, Taf. I, Fig. 2, mf. (s. p. 60) auf. Die Richtung der Porenreihen parallel der Pervalvarachse, der Abstand dieser Reihen, die mittelfeinen Poren, der Grad der Wandstärke, sowie die schwächere Ausbildung der innern Ringleiste des Sulcus, haben die Fäden der Subspezies *helvetica*, Taf. I, Fig. 8, mit den mittelfeinporigen Zellen von *M. islandica* gemeinsam. — Bei der Subsp. *helvetica* haben die mittelfeinporigen Zellen die Rolle der grobporigen von *M. islandica* übernommen.

Auxosporen.

Der Bau der Auxosporen gleicht dem von *M. islandica*, der Durchmesser ist aber abweichend; er beträgt bei var. *helvetica* 16—22,5 μ, bei *M. islandica* 20—30 μ. Porenreihen am Rande der halbkugeligen Valven 14—15 auf 10 μ (bei *M. islandica* 13—14 auf 10 μ), in den Längsreihen 15—16 auf 10 μ (bei *M. islandica* 16—18 auf 10 μ). Poren mittelfein, rund, seitlich etwas verlängert, auf der Kuppe zarter und zerstreut, Taf. I, Fig. 10.

Die Seltenheit der gemischtzelligen und feinzelligen Fäden und der Auxosporen ließ eine genauere Feststellung ihrer Beziehungen, wie es bei *M. islandica* möglich war, nicht zu. In unmittelbarem Zusammenhang habe ich Auxospore und Mutterzellhälfte nur einmal gesehen; die Auxospore war als Endzelle genau so vor dem Gürtelbande der Mutterzellhälfte orientiert, wie die Auxosporen von *M. islandica*. Die Mutterzellhälfte war mittelfeinporig, der Faden anscheinend gemischtzellig. Der Auxosporendurchmesser betrug 21 μ, der Fadendurchmesser 7 μ; die Variation ist daher 1 : 3.

Keimung der Auxosporen.

Die durch Keimung von Auxosporen der Subsp. *helvetica* hervorgehenden Fäden sind mittelfeinporig; sie gleichen in der Größe, den

Abständen und dem Verlaufe der Porenreihen denjenigen der gewöhnlichen vegetativen Fäden, Taf. I, Fig. 11. Unter 22 beobachteten Keimungen fand ich aber zwei Fäden, die auch feinporige Zellen gebildet hatten: Aux. = halbe Auxosporenschale.

Aux.	9,5 • 9,5	11,5 • 7,5	9 • 7,5	7,5 • 9	6,5 • 7,5 Aux.	Durchmesser 17,5 μ.
	f	f mf	mf mf	mf mf	mf	

Aux.	8 • 7,5	6,5 • 10,5	6,5 • 5,5	7,5 • 10,5	9 • 10,5	10,5 • 6	.. Durchm. 17 μ.
	mf	mf f	f mf	mf mf	mf f	f mf	

Wenn diese beiden Fäden einem Status β zuzuzählen sind, würde die bei *M. islandica* gemachte Beobachtung, daß der Fadendurchmesser etwa auf die Hälfte des Auxosporendurchmessers herabsinken muß, bevor der Status β, die gemischtzellige Form auftritt, bei diesen beiden Fällen nicht zutreffen. Es bedarf aber weiterer Beobachtung, um die Verhältnisse festzustellen, da die von mir gefundenen Durchmesser anderer anscheinend gemischtzelligen Fäden 9—12 μ waren.

Die beiden Auxosporenhälften sind nicht immer gleich hoch, wie aus dem ersten oben angegebenen Keimfaden hervorgeht; dasselbe gilt für die bei der Teilung gleichzeitig erzeugten jungen Zellhälften; auch diese Eigenschaft hat Subspezies *helvetica* mit *Melosira islandica* gemeinsam. Im ersten Faden ist die Differenz der Auxosporenhälften 2 μ, die größte Differenz der gleichzeitig gebildeten jungen Hälften 2,5 μ; im zweiten Faden beträgt diese Differenz sogar 4 μ. Die größte von mir in Keimfäden beobachtete Differenz der Hälften einer Zelle beträgt 5 μ; das sind dieselben Größen, wie sie bei *M. islandica* gefunden wurden, nur die Höhe der Auxosporenhälften ist bei Subspezies *helvetica* geringer und das Maximum der Zellhöhe wird nicht erreicht.

Wenn auch keine völlige Übereinstimmung der Subspezies *helvetica* mit *M. islandica* besteht, so beschränkt sich der Unterschied, was den Bau der Zelle anlangt, doch wesentlich darauf, daß Subspezies *helvetica* etwas zartere, in der Reihe enger stehende Poren und dünnere Zellwände besitzt. Dagegen ist der Auxosporen-Durchmesser wesentlich kleiner, 16—22,5 μ, gegen 20—30 μ bei *Melosira islandica*, und dieser Unterschied rechtfertigt die Abtrennung der Form als Subspezies. — Das plötzliche, massenhafte Auftreten im Plankton des Zürichersees ist vielleicht dadurch veranlaßt, daß die subarktische *M. islandica* in Hochseen der benachbarten Gebirge lebt, von dort in den Zürichersee eingeschwemmt wurde und unter den so veränderten Verhältnissen die

Subspezies ausbildete. Es wäre wünschenswert, Plankton aus den Hochseen der Glarner Alpen, bezw. der Tödi-Gruppe, auf das Vorkommen von *M. islandica* zu untersuchen.

Melosira italica (Ehr.) Kütz.

Ehrenberg stellte 1838 *Gallionella italica* und 1843 *Gallionella crenulata* als besondere Arten auf. Kützing übernahm beide in das Genus *Melosira*, *crenulata* aber als β von *italica*. Nach seiner Diagnose bestanden die Unterschiede im wesentlichen in der kräftigeren Bezahnung und den längeren Gliedern von *M. crenulata*. Grunow faßte *italica* als Varietät von *crenulata* auf[1]). Ich suchte nach einer besseren Unterscheidung und glaubte, nach Einsicht der Kützingschen Originale[2]) dieselbe darin zu finden, daß bei *M. italica* die benachbarten Discen sich unmittelbar berühren, während bei *M. crenulata* zwischen denselben ein freier Raum verbleibt, der von den starken Zähnen umgürtet wird[3]). Hierbei dachte ich an die Möglichkeit einer ähnlichen Bedeutung, welche der Trennung der Discen bei *Skeletonema*, *Lauderia*, *Stephanopyxis* zukommt[4]). — In den Aufsammlungen von Neu-Ruppin und von Island ist *M. italica*, wie erwähnt, in verschiedenen Formen und mit längeren Fäden vertreten, und ich konnte feststellen, daß in demselben Faden, insbesondere der schmäleren Formen, häufig eng verbundene Discen neben anderen, zwischen denen ein freier Raum vorhanden ist, vorkommen. Damit entfällt aber auch dieser Unterschied, und ich kenne keinen, der die Trennung dieser beiden Formen als Arten rechtfertigen würde. Da eng verbundene Discen bei den Melosiren die Regel sind, *M. italica* überdies der ältere Name ist, so wird die ursprüngliche Auffassung Kützings wieder herzustellen und die Formen mit langer und kräftiger Bezahnung als Forma β *crenulata* zu bezeichnen sein.

Ausführliche Diagnosen von *M. italica* und *M. crenulata* gab ich am vorbezeichneten Orte, woselbst auch mehrere Varietäten beschrieben wurden. Bezüglich der Specimina von Neu-Ruppin füge ich hinzu:

---

1) Van Heurck, Synopsis. Tab. 88, Fig. 7.
2) Kützing, Dekade I, Nr. 3.
3) O. Müller, a. a. O. Nyassaland. Zweite Folge, p. 263
4) O. Müller, Kammern und Poren. IV. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., p. 195 ff.

Porenreihen in steilen Spiralen; in stärkerwandigen Fäden 18 auf 10 μ, Poren gröblicher, 14—16 auf 10 μ in den Spiralreihen; in dünnwandigen Fäden enger, Poren sehr zart, ca. 20 auf 10 μ. — Höhe 13—20,5 μ, Durchmesser 5,5—23 μ. Verhältnis des Durchmessers zur Höhe 1 : 0,7—2,2. Taf. II, Fig. 1.

Var. *tenuissima.* Taf. II, Fig. 2.

Höhe 12—16, Durchmesser 3—5 μ. Verhältnis des Durchmessers zur Höhe 1 : 2,8—5,2.

Die Originale von *M. italica* aus dem Bergmehl von Santafiora sind 15—17 μ hoch; Durchmesser 8—16 μ. Die Originale von var. *tenuis (Melosira tenuis* Kütz.) aus Oberhohe haben 8—15 μ Höhe, 5—7 μ Durchmesser. Individuen aus Ost-Afrika besaßen 11,5—21 μ Höhe, 5—8,5 μ Durchmesser. — Var. *tenuissima*, ebendaher 6,5—27 μ Höhe, 2,8—4 μ Durchmesser[1]).

Da die Auxosporen aus Fäden von 5,5—8 μ Durchmesser hervorgehen, kann var. *tenuis* (5—7 μ Durchmesser) nicht mehr als Varietät gelten; solche Fäden bilden vielmehr nur die untere Grenze im Entwicklungszyklus der Art. Dagegen bleibt var. *tenuissima* mit einem Durchmesser von 3—5 μ bestehen; Auxosporen dieser Varietät sind nicht beobachtet worden, auch nicht wahrscheinlich, da die Auxosporen aus Zellen hervorgehen, welche der geringsten beobachteten Zellgröße nahe stehen, aber Zellen dieser selbst zu der Auxosporenbildung nicht befähigt sein dürften[2]).

Sowohl im Bergmehl von Santafiora, als in Neu-Ruppin habe ich stärkerwandige Individuen mit gröblicheren Poren[3]), neben dünnwandigen mit zarten Poren angetroffen, letztere meistens bei schmäleren Fäden. Ich habe aber gemischtzellige Fäden nicht sicher feststellen können; es besteht hier ein ähnliches Verhältnis wie bei *M. islandica* Subsp. *helvetica*. Bei der in Island lebenden *M. italica* Subsp. *subarctica* sind gemischtzellige Fäden mit größerer Sicherheit zu unterscheiden (s. p. 80).

Die Höhen der Zellhälften sind in den Fäden von *M. italica* im allgemeinen gleichmäßiger, als bei *M. islandica*, wie das folgende Beispiel eines stärkerwandigen Fadens mit gröblicheren Poren zeigt.

..15,8 | 15,8 • 13 | 18,5 • 15,8 | 17 • 17 | 15,8 • 18,5 15,8 • 18,5 | 15,8 • 15,8 | 18,5 • 15,8 | 18,5 • 17 | 15,8 • 15,8 | 18,5 • 15,8 18,5 • 17 | 17 • 17 | 15,8 • 17 15,8 • 15,8 | 17 • 15,8 | 15,8 • 15,8 | 15,8 • 15,8 | 15 • 15,8 | 18 • 15,8 | 18 • 18 | 15,8 • 18 | 15,8 . . Durchm. 11 μ.

1) O. Müller, a. a. O., Nyassaland. Zweite Folge, p. 282, Taf. IV, Fig. 4.

2) G. Karsten, Kieler Bucht, p. 194.

3) Van Heurck, Synopsis, Tab. 88, Fig. 7.

Die Höhen schwanken in diesem Faden von 13—18,5 μ; die größte Differenz der Hälften in derselben Zelle beträgt 3,8 μ.

Auxosporen.

Wie bei *M. islandica* und deren Subsp. *helvetica*, so entstehen auch die Auxosporen von *M. italica* zwischen den Gürtelbändern, die nicht abgesprengt werden. Im Zusammenhange mit dem Gürtelbande einer Mutterzellhälfte habe ich die Auxospore aber nur in 12 Fällen gesehen; im Fadenverbande zwischen beiden Gürtelbändern der Mutterzelle niemals, meistens waren die Auxosporen bereits isoliert. — Zwischen den Auxosporen von *M. islandica* und *M. italica* besteht aber ein wesentlicher Unterschied; während die Auxosporen von *M. islandica* stets am Ende eines mehr oder weniger langen Fadenstückes erscheinen, habe ich die Auxosporen von *M. italica* immer nur mit einer Mutterzellhälfte in Verbindung gefunden, mehrfach jedoch paarweise, d. h. vor dem Gürtelbande zweier mit ihren Discen zusammenhängenden Mutterzellhälften lag je eine Auxospore, Taf. II, Fig. 4. Das dadurch hervorgerufene Bild war das einer Hantel. In der Figur ist eine Hälfte der oberen Auxospore losgetrennt und verschoben; der Sitz beider ist erheblich schief, der Äquator kaum sichtbar. — Bei *M. islandica* sind zwischen je zwei Auxosporen-Mutterzellhälften mindestens 5—8 vegetative Zellen vorhanden; es bildet also höchstens die sechste bis neunte Zelle eine Auxospore. Bei *M. italica* dagegen können bereits die Nachbarzellen zu Auxosporen-Mutterzellen werden. Ob dies immer der Fall ist, habe ich nicht feststellen können, da die Auxosporen noch während der Bildung aus dem Fadenverbande treten; ich fand eine erst mit dem Perizon umgebene Plasmakugel, noch vor Anlage der Schalen, mit einer anhängenden Mutterzellhälfte bereits von den übrigen Fadenteilen losgelöst.

Der Bau der Auxosporen gleicht dem von *M. islandica*. Der Durchmesser schwankt von 18,5—28 μ; der Durchmesser der Mutterzelle von 5,5—8 μ, der Vergrößerungsquotient ist 1 : 3—4,3. Porenreihen am Rande der halbkugligen Valven ca. 16 auf 10 μ; Poren gröblicher, 16 in der Reihe, auf der Kuppe ungleich zarter. Zellwand mittelstark, Hals lang. Die von mir beobachteten Auxosporen waren mit dünnwandigen und feinporigen Mutterzellhälften im Zusammenhange. Da aber die Wandungen der Auxosporen

stärker, die Poren gröblicher sind, auch aus der Keimung starkwandige, grobporige junge Zellen hervorgehen, so sind auch bei *M. italica* pleomorphe Formen vorauszusetzen, deren Status β oder γ durch die Auxosporenbildung in den genuinen Status α zurückschlägt. Über deren engere Beziehungen zur Auxosporenbildung sind weitere Beobachtungen erforderlich.

Eine auffallende Erscheinung ist die zuweilen vorkommende doppelte Schalenbildung einer der beiden Schalenhälften, Taf. II, Fig. 5, 6. Sie wird vermutlich durch den Zustand der Austrocknung veranlaßt, der gleichzeitig zur Bildung von Dauersporen geführt hat (s. p. 74). Die äußere anomale Schale bildet eine Kappe, welche den Gipfel der inneren bedeckt und deren Mantelteil anscheinend mit einem ringförmigen Membranteil, offenbar einem Gürtelbande, umschließt.

E. Pfitzer[1]) berichtet über eine analoge Beobachtung von Fr. Schmitz bei der Teilung der Erstlingszellen von *Melosira (Orthosira) Roeseana* Rbh. Eine der Auxosporenschalen entwickelte ein Gürtelband, dessen Länge etwa dem Radius der Zelle gleich war; das der anderen wurde gar nicht oder nur rudimentär angelegt. Dann zog sich das Plasma ganz in die Hälfte der Zelle, der das Gürtelband angehörte, zurück und schied eine neue Schale aus, welche natürlich der ursprünglichen gürtelbandfreien parallel war. In der so entstandenen Zelle ging dann die Teilung normal vor sich, nur besaß die eine Endzelle des sich bildenden Fadens selbstverständlich statt zweier Schalen deren drei. — Soweit die Kugelgestalt eine scharfe Einstellung auf die Membrankonturen zuläßt, erkannte ich bei *M. italica* eine dreifache Kontur der inneren Schale. Hiernach würde also nicht eine einfache, sondern eine doppelte neue Membran angelegt, und die äußere Schale würde als Deckel der inneren aufliegen; doch ist dies kaum wahrscheinlich und Fig. 5, 6 sind danach zu berichtigen.

Keimung der Auxosporen.

Die Keimung einer Auxospore von *M. italica* habe ich nur einmal gesehen; dieselbe ging aus einer Auxospore hervor, deren eine Hälfte mit doppelter Schale versehen war, Taf. II, Fig. 5. Der Keimfaden bestand aus vier Zellen, welche von den gewöhn-

---

1) E. Pfitzer, Bau u. Entwicklung, p. 135.

lichen vegetativen Zellen abwichen. Die Zellwand war stärker, die Porenreihen fast gerade, 18 auf 10 μ; die Poren in pervalvarer Richtung etwas verlängert, 9—10 in der Reihe, gröblich. — Die Höhen dagegen, die in den Keimfäden von *M. islandica* so wesentlich abweichen, stimmen mit denen der gewöhnlichen vegetativen Zellen überein:

Aux. äußere Schale 26, innere 21 • 18 | 17 • 15,8 | 15,8 • 18 | 15,8 • 15 Aux.

Die Auxosporenhälften differieren, von der äußeren Schale abgesehen, um 3 μ, die Zellhälften um 2,2 μ.

Dauersporen.

Die Bildung von Dauersporen, neben Auxosporen, von *M. italica* in der Aufsammlung von Neu-Ruppin beansprucht ein besonderes Interesse, da meines Wissens Dauersporen von Süßwasser-Bacillarien bisher nicht bekannt waren. E. Lemmermann, der mir die Aufsammlung übersandte, sprach schon die Vermutung aus, daß der Zustand mancher Fäden auf Dauersporen deute; ich konnte diese Vermutung sogleich bestätigen. Die eigentümlichen Bildungen waren schon früher bekannt; von Ehrenberg als *Gallionella laevis* aus den Erden von Ceyssat, Berlin, Norwich in der Mikrogeologie ohne Diagnose und kaum erkennbar abgebildet, gab A. Grunow [1]) eine gute Abbildung aus der Erde von Regla in Mexiko, aber ebenfalls ohne Diagnose. Vereinzelte oder wenige zusammenhängende Zellen fand ich auch in den Erden von Franzensbad, Santafiora und besonders Brohl (Rheintal); auf Grund dieser Formen gab ich eine Diagnose [2]). In allen diesen Erden kam *M. laevis* in Gemeinschaft mit *M. italica* vor, der einzelne ihrer Glieder vollkommen glichen; ich vermutete daher einen Zusammenhang dieser beiden Arten, doch erst die Beobachtung längerer Fäden ließ die Bedeutung dieser Bildungen als Dauersporen erkennen. *Melosira laevis* ist als Art zu streichen.

Sporen-Fäden, Taf. II, Fig. 3 und Textfigur, p. 75, aus sieben verschiedenen Elementen zusammengesetzt:

1. Dünnwandige, feinporige Hälften **f**, mit geraden Discen, die im Bau den feinporigen Hälften von *M. italica* vollkommen gleichen.

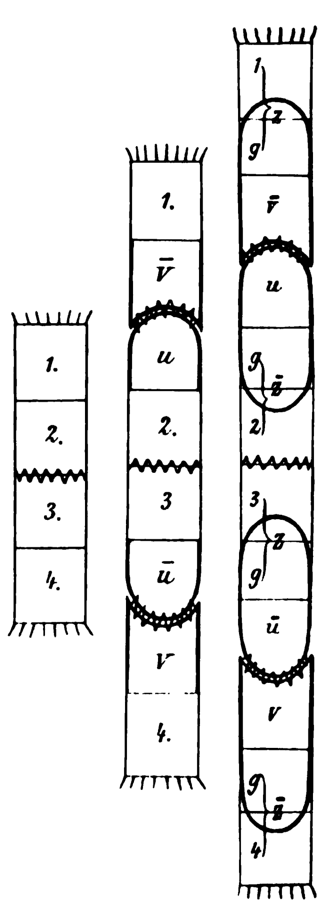
---

1) Van Heurck, Synopsis. Tab. 88, Fig. 18, 19.

2) O. Müller, a. a. O., Nyassaland. Zweite Folge p. 265.

Diskus am Rande mit stärkeren Zähnen besetzt. Porenreihen in steilen Spiralen, ca. 20 auf 10 μ. Poren zart. Höhe 14—22 μ.

2. Stärkerwandige, gröberporige Hälften mit vorgewölbten konvexen Discen: rechtskonvex u, linkskonvex $\bar{u}$. Diskus an der Basis der Wölbung mit stärkeren Zähnen besetzt, die mit den benachbarten des konkaven Diskusrandes alternieren. Porenreihen spiralig 18 auf 10 μ; Poren gröblich, ca. 15 in der Reihe. Höhe 15,5 bis 19,5 μ.



3. Stärkerwandige, gröberporige Hälften mit eingezogenen konkaven Discen: rechtskonkav v, linkskonkav $\bar{v}$. Discusrand mit starken Zähnen besetzt. Poren wie Nr. 2. Höhe 13,5—19 μ.

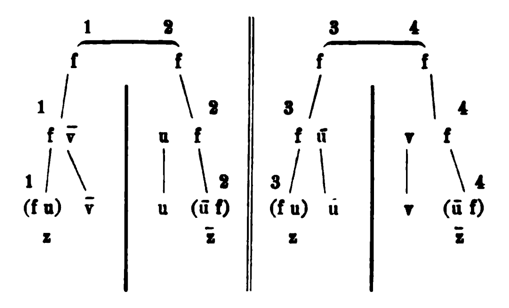
4. Stärkerwandige, gröberporige Hälften mit vorgewölbten konvexen Discen, im Gürtelbandraume einer feinporigen Hälfte steckend und in deren Schalenraum hineinragend: rechtskonvex z, linkskonvex $\bar{z}$. Poren etc. wie Nr. 2. g = Gürtelbandraum.

Durchmesser 8—17 μ.

Die fertigen Dauersporen liegen im Faden in Gruppen von 2 Zellen zusammen, so zwar, daß die folgende Gruppe als Spiegelbild der vorangehenden erscheint. Die beiden innern benachbarten, durch die Zähne miteinander verbundenen konkaven und konvexen Discen, liegen beisammen wie die Flächen einer kombinierten Konkav und Konvexlinse. Die äußeren Discen einer Gruppe sind beide konvex und stecken in einer feinporigen Zellhälfte. Durch die Bezahnung der geradflächigen Discen dieser Zellhälften wird die folgende Gruppe mit der vorangehenden eng verbunden. Die Zusammensetzung einer solchen Doppelgruppe von Dauersporen ergibt die Formel:

$$z \bar{v} \mid u \bar{z} \parallel z \bar{u} \mid v z.$$

Die Dauersporen werden durch eine vollständige und eine unvollständige Zellteilung erzeugt, und zwar beteiligen sich stets zwei benachbarte feinporige Zellen des Fadens an diesem Vorgange.



Die beiden, aus den feinporigen Hälften 1. 2. und 3. 4. bestehenden Zellen teilen sich gleichzeitig und bilden je zwei dickwandige, gröberporige junge Hälften $\bar{v}$ u und $\bar{u}$ v. Nach Beendung dieser Zellteilung beginnt eine zweite Teilung, wird aber nicht vollendet. Daß es sich hier um eine unvollständige Zellteilung und nicht um doppelte Schalenbildung handelt, wird aus der Analogie mit der Dauersporenbildung von *Melosira hyperborea* (Grun.) Gran sehr wahrscheinlich. Bei dieser wird zuweilen eine rudimentär verbleibende Schwesterzelle ausgebildet, die später zugrunde geht; in der Regel aber unterbleibt die Ausbildung der Schwesterzelle, wie es im Falle von *M. italica* stets geschieht (s. p. 78). — Die feinporigen Hälften der so entstandenen vier Zellen werden ausgeschoben, d. h. sie rücken von den gröberporigen jungen Hälften ab, das Plasma zieht sich in die letzteren zurück und scheidet im Gürtelbandraume eine neue konvexe Schale aus, die meistens noch etwas in die entleerte feinporige Zellhälfte hineinragt. Diese leeren Schalen fallen später ab, die mit zwei konvexen Discen nach außen abgeschlossene Gruppe wird frei; doch umschließen die Gürtelbänder der abgefallenen Schalenhälften noch die Endhälften der Gruppe, die deshalb in einer Scheide zu stecken scheinen[1]).

Nach diesem Schema erfolgt die Bildung von Dauersporen mit großer Regelmäßigkeit. Ich habe Fäden bis zu 11 regelmäßigen Doppelgruppen beobachtet, die ohne Unterbrechung aufeinander folgten. Indessen kommen auch Verzögerungen und Abweichungen vor; ich führe einige Beispiele von beobachteten Fäden hier an:

1) Van Heurck, Synopsis. Tab. 88, Fig. 18. — Schmidt, Atlas d. Diatomaceenkunde. Taf. 182, Fig. 36, fälschlich mit *M. Roeseana* bezeichnet.

1 | 2 | 3 | 4
.. f | $f\bar{v} \cdot uf$ | $f\bar{u} \cdot vf$ | $f\bar{v} \cdot uf$ | $f\bar{u} \cdot vf$
20 | 19 • 13,5 • 18 • 19 | 21 • 16,5 • 15,5 • 19 | 16,5 • 15,5 • 17,5 • 21 | 19 • 15,5 • 16,5 • 18,5

5 | 6 | 7 | 8 | 9
$f\bar{v} \cdot uf$ | $f\bar{u} \cdot vf$ | $f\bar{v} \cdot uf$ | $f\bar{u} \cdot vf$ | $f\bar{u} \cdot$
22 • 16,5 • 16,5 • 17,5 | 20 • 18 • 14,5 • 18 | 16 • 16,5 • 16,5 • 22 | 19 • 16,5 • 16 • 20 | 19 • 15,5 •
$\bar{v}$

9 | 10 | 11 | 12
vf | $f\bar{u} \cdot vf$ | $f\bar{u} \cdot vf$ | $f\bar{u} \cdot vf$
16,5 • 16,5 | 20 • 16,5 • 15,5 • 18 | 19 • 16,5 • 16,5 • 20 | 15,5 • 16,5 • 16,5 • 17
u | | $\bar{v}$ u

$f\bar{v} \cdot u$ ..
19 • 16,5 • 15,5. Durchmesser 11,5 μ.

Der vorstehende Faden befindet sich im Zustande nach der ersten Teilung, an der sämtliche Zellen simultan beteiligt waren. Dieselbe verlief regelmäßig nach der Formel $f\bar{v} \cdot uf \mid f\bar{u} \cdot vf$; nur die neunte und elfte Gruppe bildeten die neuen Hälften $\bar{u}v$, anstatt $\bar{v}u$. Die beigefügten Höhenziffern ergeben eine etwas größere Höhe der feinporigen Hälften, die von 15,5—22 μ schwanken. Die Zellhälften mit konvexen Discen schwanken von 15,5—18 μ, diejenigen mit konkaven Discen von 13,5—16,5 μ.

Ein anderer Faden ergab die Formel

1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6
$z\bar{v} \cdot uf$ | $z\bar{u} \cdot v\bar{z}$ | $z\bar{v} \cdot u\bar{z}$ | $z\bar{u} \cdot v\bar{z}$ | $z\bar{v} \cdot uf$ | $z\bar{u} \cdot v\bar{z}$ |
$\bar{u}$ | | | | $\bar{u}$

7 | 8 | 9
$z\bar{v} \cdot u\bar{z}$ | $z\bar{v} \cdot uf$ | $z\bar{u} \cdot v\bar{z}$. Durchmesser 17 μ.
| $\bar{u}$

Die zweite unvollständige Teilung hat in diesem Faden bereits stattgefunden; doch haben in den Gruppen 1 • 5 • 8 die rechtsständigen feinporigen Hälften die neue Schale $\bar{u}$ noch nicht ausgebildet und Gruppe 8 wurde unregelmäßig eingeschaltet.

Nicht immer erfolgt die Teilung aller Zellen simultan; im folgenden Faden beginnt sie mitten im Faden, und zwar mit einer eigentümlichen Abweichung

.. f | 8 ff | f u | $\bar{v}$ u | $\bar{v}$ f | 15 ff | f .. Durchmesser 11 μ.

Die Hälften ff bildeten bei der Teilung die jungen Hälften u $\bar{v}$; diese teilten sich wider die Regel nochmals und erzeugten die jungen Hälften $\bar{v}$ u. Würden die feinporigen Hälften dieser Gruppe

die zugehörigen $\bar{u}$ und u ausbilden, dann würde anstatt der regelmäßigen Gruppe $\bar{z}u \cdot \bar{v}z$ aus zwei Zellen, die Gruppe $\bar{z}u \cdot \bar{v}u \cdot \bar{v}z$ aus drei Zellen, und zwar aus einer bikonvex und zwei konkav-konvex begrenzten Spore entstehen.

Die Bildung dieser Dauersporen erinnert an diejenige der Dauersporen von *M. hyperborea* (Grun.) Gran, die H. Gran beschrieben hat[1]). *M. hyperborea* lebt im Plankton zwischen dem Treibeis des Polar-Meeres. Die Sporenbildung beginnt wie eine gewöhnliche Zellteilung; die jungen Schalen sind aber viel dicker, als die dünnwandigen der Mutterzelle und werden noch durch ein Netzwerk von Leisten auf der Außenfläche verstärkt, wo diese nicht in unmittelbarem Kontakt mit den Wänden der Mutter-, der Schwesterzelle oder der Pleura steht. Die neugebildeten Tochterzellen bestehen daher aus einer dünnwandigen älteren und einer dickwandigen jüngeren Hälfte, wie dies auch nach der ersten Teilung bei *M. italica* der Fall ist. Es besteht aber der Unterschied, daß bei *M. hyperborea* die jungen dickwandigen Discen konvex sind, während bei *M. italica* 1. einer der Discen konvex, der andere konkav ist; 2. die Discen der beiden folgenden Zellen entgegengesetzt gerichtet sind. Nach der ersten Teilung schreitet *M. hyperborea* zuweilen zu einer zweiten; bei dieser wandert der größere Teil des Plasmas in die dickwandige Hälfte der Zelle, die dann durch Abscheidung der zweiten dickwandigen, konvexen Schale zur annähernd kugelförmigen Dauerspore wird, während die Schwesterzelle nach Abscheidung einer zweiten dünnwandigen konvexen Schale rudimentär bleibt und bald zugrunde geht. Gewöhnlich aber unterbleibt die Anlegung der Schwesterzelle überhaupt, und dann ist die Analogie mit der Bildung der Dauersporen von *M. italica* vollständig. Bei *M. italica* tritt aber die interessante Tatsache hervor, daß die Dauersporen hinsichtlich ihrer Gestalt die vorher beschriebenen zwei verschiedenen Typen zeigen, und ferner die aufeinander folgenden Gruppen von je zwei Sporen im entgegengesetzten Sinne zueinander gelagert sind. — Keimungen von Dauersporen habe ich bisher nicht beobachtet.

Subspezies *subarctica* n. subsp.

Theca zylindrisch, Pleuraseite rechteckig mit geraden oder wenig gekrümmten Enden und abgerundeten Ecken. Disci kreis-

---

1) Gran, Diat. from the See-floes and Plankton of the arctic Ocean, p. 52, Tab. III, Fig. 11—15. Norwegian Polar-Expedition by Fr. Nansen.

förmig, geradflächig oder mehr oder weniger gekrümmt, die benachbarten eng verbunden, an den Rändern auseinanderweichend, einen Pseudosulcus bildend. In den schmäleren Fäden zwischen je zwei Discen zuweilen ein freier Raum. Discusfläche mit feinen Poren bedeckt, die Ränder mit starken, submarginal inserierten Zähnen besetzt, die mit den gegenüberstehenden der benachbarten Discusränder alternieren. — Porenreihen auf der Mantelfläche gegen die Pervalvarachse geneigt, in Spirallinien vom Halsteil zur Discusfläche aufsteigend und mit den Linien der benachbarten Zellhälfte ein S bildend, in Abständen von ca. 18 auf 10 μ. Poren punktförmig, kräftig, ca. 18 auf 10 μ in den Spiralreihen, in der Querrichtung leicht wellenförmig verlaufend. Zellwand stark, innere Mantellinie gerade. Sulcus eine den kurzen Hals abschnürende tiefere Ringfurche. Höhe 2,5—18 μ; Durchmesser 3—15 μ. Verhältnis des Durchmessers zur Höhe 1 : 0,2—6,0.

Forma recta. Taf. II, Fig. 9.

Fäden bis 20 Zellen beobachtet. Höhe 10,5—18; Durchmesser 3—5 μ.

Forma curvata vel spiralis.

Fäden mehr oder weniger gekrümmt, kreisförmig oder spiralig gewunden, bis zu 4 übereinander liegenden Spiralen von 58 Zellen. Durchmesser der Spiralen 84—127 μ; Kreisschluß bei mindestens 12 Zellen. Höhe 8,5—12 μ. Durchmesser 4—10,5 μ.

In der Arbeit Ostenfelds[1]) ist diese Form als *M. granulata* bezeichnet; einen Spiralfaden von 2,5 Windungen bildet Ostenfeld in Fig. 4, p. 232 ab.

Wohnen im Plankton von Süßwasserteichen Islands, Heidi 28. 7. 01; Thingvallavatn 14. 12. 02, 23. 1. 03, 31. 3. 03, 30. 6. 03.

Beobachtung:

Die Höhe sinkt nur bei den aus der Keimung von Auxosporen hervorgehenden Fäden bis auf 2,5 μ herab. Fäden von 6—12 μ Höhe und 4—9 μ Durchmesser sind in der Mehrzahl. — Die Disci der breiteren Fäden sind häufig stärker gekrümmt. — Die schmalen Fäden haben fast durchweg höhere Zellen, als die breiten, Höhe 11,5—18 μ bei 3—4 μ Durchmesser. D : H = 1 : 3—3,6. Man kann dieselben als *Forma procera* bezeichnen. Taf. II, Fig. 9.

Wie *M. islandica,* bevorzugt auch *M. italica* Subspezies *sub-*

1) Ostenfeld, a. a. O., Phytoplankton, II, Lake in Iceland, p. 232.

arctica eine niedrige Wassertemperatur; ihre Entwicklung erreicht im April—Mai ihr Maximum, s. auch p. 63).

Pleomorphe Formen:

Status β. nov. status.

Fäden aus drei verschiedenen Zellarten bestehend:

1. Grobporige Zellen a, im Bau den genuinen Zellen entsprechend. Höhe 6—13 μ.

2. Feinporige Zellen b. Porenreihen spiralig wie bei den Zellen a, jedoch in Abständen von ca. 20 auf 10 μ. Poren punktförmig, sehr zart, 20—22 auf 10 μ in den Spiralreihen. Zellwand dünn; Sulcus eine seichte Furche vor dem kurzen Halse. Höhe 8—13 μ.

3. Gemischtporige Zellen c. Aus einer grobporigen, starkwandigen und einer feinporigen, dünnwandigen Hälfte bestehend.

Forma recta. Taf. II, Fig. 7.

Höhe: grobe Hälften 6—13 μ; feine 8—11,5 μ. Durchmesser 3—12 μ. Fadenlänge bis 16 Zellen beobachtet.

Forma curvata vel spiralis. Taf. II, Fig. 8.

Höhe: grobe Hälften 7—12 μ; feine 9—13 μ; Durchmesser 5—10,5 μ.

Status γ. nov. status.

Fäden nur aus feinporigen Zellen b bestehend. Höhe 11,5 bis 18 μ; Durchmesser 3—4 μ. D : H = 1:3,4—6.

Wohnen in Süßwasserteichen Islands. Heidi und Thingvallavatn.

Beobachtung:

Die Unterscheidung der Fäden des Status γ von den schmalen Fäden der Subsp. *subarctica* von 3—4 μ Durchmesser ist unsicher; die Wandung ist bei beiden dünn; nur die Poren sind im Status γ zarter.

Die Verschiedenheit der Höhe in demselben Faden tritt auch bei *M. italica* Subsp. *subarctica* hervor; weniger die Ungleichheit der gleichzeitig gebildeten jungen Hälften, wie aus den folgenden zwei Fäden ersichtlich ist.

Subsp. *subarctica*	6 • 7	6 • 6	9 • 8	7,5 • 9	8 • 6,5	6,5 • 8	8 • 6,5
Durchmesser 9 μ	g g	g g	g g	g g	g g	g g	g g

do. Status β.	10,5 • 10,5	9 • 10,8	10,8 • 10,8	10,8 • 11,5	10 • 10	10 • 9
Durchmesser 4,5 μ.	g g	g f	f g	g f	f g	g f

Ich setze noch einige Fadenformeln des Status β, sowie die Höhen und den Durchmesser hierher:

8 a + c + f . . g = 7,5 — 8,5 μ; f = 10 μ. Durchm. 8 μ spiral —
. . g + 8 c + 2 a + 4 c + a . . g = 11—12 μ; f = 10,5—13 μ. D = 5 μ.
2 a + 2 c + 4 a; g = 9,3—10,5 μ; f = 10,5 μ. D = 5,3 μ.
. . g + 5 c + g . . g = 11 μ; f = 11,5 μ. D = 3,5 μ.

Diese Beispiele lassen bereits das Vorwiegen der grobporigen Fadenelemente deutlich erkennen; von 325 Hälften zählte ich 251 grobporige und 74 feinporige, das Verhältnis ist etwa 1 : 0,3. Die Zusammensetzung der Fäden ist mithin eine völlig andere, als die von *M. islandica* status β, bei denen das Verhältnis 1 : 2 gefunden wurde (s. p. 65). Aber auch das dort beobachtete Herabsinken des Durchmessers auf die Hälfte, bevor die Bildung feinporiger Elemente und damit von Fäden des Status β beginnt, trifft bei *M. italica* Subsp. *subarctica* nicht zu. Der größte beobachtete Fadendurchmesser war 15 μ, der größte Durchmesser von Status β 12 μ.

Auxosporen.

In der Aufsammlung vom 30. Juni 1903 von Thingvalla fanden sich Auxosporen; doch war ihr Vorkommen ziemlich selten, und meistens waren sie bereits gänzlich isoliert. Nur in sieben Fällen sah ich sie im Zusammenhange, aber in allen diesen war es nur eine einzelne Hälfte der Mutterzelle, die sich aus dem Fadenverbande losgelöst hatte. Die Auxospore befand sich vor dem Gürtelbande dieser Zellhälfte in derselben Position wie die Auxosporen von *M. islandica* (s. p. 61), d. h. ihre Pervalvarachse fiel mit derjenigen der Mutterzellhälfte zusammen; zuweilen aber bildete sie mit ihr einen spitzen Winkel, die Auxospore saß dann schief auf. Taf. II, Fig. 11. — Die Lostrennung der Mutterzellhälfte von dem übrigen Fadenteile ist ein bemerkenswerter Unterschied von der Bildung bei *M. islandica*, wo die Auxospore stets am Ende eines mehr oder weniger langen Fadenteiles erscheint. Im übrigen aber gleicht ihr Bau demjenigen von *M. islandica*. Der Durchmesser beträgt 11—12 μ, der der Mutterzellhälfte 3—3,5 μ. Das Verhältnis des Fadendurchmessers zu dem der Auxosporen ist 1 : 3,4—4. Porenreihen am Rande der halbkugligen Valven in Abständen von ca. 18 auf 10 μ. Poren gröblich. Taf. II, Fig. 10.

Ostenfeld[1]) gibt drei interessante Abbildungen von der Auxosporenbildung dieser Art. Seine Fig. 6 stimmt mit meiner Abbildung, Tafel II, Fig. 11 überein; die Auxospore befindet sich vor dem Gürtelbande der einen isolierten Mutterzellhälfte in schiefer Position. — Fig. 7 zeigt eine Auxospore zwischen den Gürtelbändern beider Mutterzellhälften, ebenfalls in schiefer Position, während die beiden Pervalvarachsen der beiden Mutterzellhälften zusammenfallen. Das Gürtelband der oberen Mutterzellhälfte ist dreimal so lang wie dasjenige der unteren Mutterzellhälfte. — In Fig. 8 liegt die Auxospore ebenfalls zwischen den Gürtelbändern beider Mutterzellhälften, aber die Pervalvarachsen dieser Hälften bilden einen Winkel. Auch in dieser Figur ist das Gürtelband der oberen Mutterzellhälfte etwa dreimal länger als das der unteren. Dieser Umstand würde darauf hindeuten, daß die Hälfte mit dem kürzeren Gürtelbande die jüngere ist; dann aber würde die Auxospore der Fig. 6 und meiner Fig. 11 mit der jüngeren Mutterzellhälfte in Zusammenhang geblieben sein, während dieser Zusammenhang bei anderen Arten mit der älteren Mutterzellhälfte besteht, s. p. 83. Leider habe ich Auxosporen zwischen beiden Mutterzellhälften nicht beobachtet und daher auch nicht feststellen können, ob die Auxosporen-Mutterzelle aus einer dickwandigen, grobporigen und einer dünnwandigen, feinporigen Hälfte besteht; auch Ostenfeld gibt über diesen Punkt keinen Aufschluß.

Keimung der Auxosporen.

Seltener noch als die Auxosporen waren deren Keimungen; ich fand nur eine unvollständige, welche starkwandige, grobporige junge Hälften besaß; die Fortsetzung mit der zweiten Auxosporenhälfte fehlte. Aux. 3,5 · 4 6 · 2,5 ; . . Durchmesser 13,5 μ. Die Hälften sind verhältnismäßig niedrig, ihre Höhe sinkt bis auf 2,5 μ herab; die Differenz der beiden Hälften in Zelle 2 beträgt 3,5 μ.

Die Entwicklung der Auxosporen ist bei folgenden Melosiren eingehender untersucht worden: *Melosira varians* Ag. von E. Pfitzer[2]) und Fr. Schmitz[3]), *Melosira undulata* Kütz. von mir[4]), *Melosira*

1) Ostenfeld, a. a. O., Plankton of Icelandic Lakes, Tab. II.

2) E. Pfitzer, Bau und Entwicklung 1871, p. 131, Taf. 6, Fig. 5, 6.

3) Fr. Schmitz, Auxosporenbildung. Sitzgsber. d. Naturf. Ges. in Halle, 1877, p. 3.

4) O. Müller, Java. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1890, p. 327, Taf. 19, Fig. 12, 13.

nummuloides (Bory) Ag. von G. Karsten[1]), *Melosira Borreri* von G. Karsten[2]). Ferner liegt eine kurze Beschreibung und Abbildung von *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs von J. Holmboe vor[3]).

Bezüglich der Lage und Gestalt der Auxosporen ergaben diese Untersuchungen:

I. Auxospore bleibt teilweise in der Mutterzelle stecken.

Gürtelbänder werden abgesprengt.
Fadenkontinuität **nicht** unterbrochen.

a) Auxospore liegt zwischen den Schalen der Mutterzelle; bleibt mit je einem Nabel in beiden Schalen stecken. Kernwanderung vermutlich wie bei II. 1, a. Gestalt eine Kugel mit zwei Nabeln. *Melosira undulata.*

b) Auxospore liegt zwischen den Schalen der Mutterzelle, bleibt in der älteren Schale mit einem Nabel stecken und rundet sich nach der jüngeren Schale ab. Kern an dem der jüngeren Schale zugewandten Pole des Perizoniums, wo auch die erste Auxosporenschale gebildet wird. Die Auxosporenschalen liegen dem Perizonium unmittelbar an. Kernwanderung wie bei II. 1, a. Gestalt eine Kugel mit einem Nabel. *Melosira varians*[4]).

II. Auxospore bleibt **nicht** in der Mutterzelle stecken.

1. Gürtelbänder werden abgesprengt.
Fadenkontinuität unterbrochen.

a) Auxospore liegt am Ende eines Fadenteils vor der älteren Schale der Mutterzelle. Die jüngere Schale mit dem anhängenden Fadenteile fällt ab. Kern wandert aus der älteren Schale nach dem gegenüberliegenden Pole des Perizoniums, wobei er eine reduzierte Teilung vollzieht. An diesem Pole wird die weniger gewölbte erste Auxosporenschale, lose im Perizonium liegend, gebildet. Die zweite, stärker gewölbte, liegt, der älteren Schale der

1) G. Karsten, Unters. üb. Diat. Flora 1897, p. 213, Taf. 4, Fig. 28—32. — Ders. Kieler Bucht, p. 183.

2) Ebenda, p. 214, Taf. 4, Fig. 21—27. — Kieler Bucht, p. 183.

3) J. Holmboe, Norske Ferskvandsdiatoméer, p. 17, Tab., Fig. 2, 3.

4) S. auch W. Smith, Synopsis, Tab. 50.

Mutterzelle zugewendet, ebenfalls lose im Perizonium. Gestalt eine bikonvexe Linse mit ungleich gewölbten Flächen ohne Nabel.

Melosira Borreri[1]).

b) Auxospore stets aus der jüngsten Zelle einer Zwillings- oder Drillingsgruppe; liegt am Ende eines Fadenteiles vor der älteren Schale der Mutterzelle. Die jüngere Schale mit dem anhängenden Fadenteile fällt ab (s. jedoch Smith, Synopsis, Tab. 49). Kernwanderung wie bei II. 1, a. Auxosporenschalen liegen dem Perizonium unmittelbar an. Gestalt eine Kugel ohne Nabel (nach Smith eine bikonvexe Linse). *Melosira nummuloides.*

2. Gürtelbänder werden **nicht** abgesprengt. Fadenkontinuität unterbrochen.

a) Auxospore liegt am Ende des verbleibenden Fadenteiles vor dem Gürtelbande einer Mutterzellhälfte (der älteren?); die andere Zellhälfte mit dem anhängenden Fadenteile fällt ab. Gestalt eine Kugel ohne Nabel. *Melosira granulata.*

b) Auxospore geht aus einem gemischtzelligen Faden hervor (bei Subsp. *helvetica* noch fraglich); liegt als Endzelle des verbleibenden Fadenteiles vor dem Gürtelbande der (älteren?) Schale der Mutterzelle; die jüngere Mutterzellhälfte mit dem anhängenden Fadenteile fällt ab. Auxosporenschalen dem Perizonium unmittelbar anliegend. Gestalt eine Kugel ohne Nabel.

Melosira islandica.

Melosira islandica. Subsp. *helvetica.*

c) Auxospore liegt vor dem Gürtelbande der isolierten (älteren?) Schale der Mutterzelle. Alle anderen Fadenteile fallen ab. Gestalt eine Kugel ohne Nabel. Mitunter zwischen den Gürtelbändern beider Hälften der isolierten Mutterzelle.

Melosira italica. Subsp. *subarctica.*

d) Je eine Auxospore liegt vor dem Gürtelbande der (älteren?) Schalen zweier, mit den Discen zusammenhängenden Mutterzellen. Alle anderen Teile des Fadens fallen ab. Gestalt eine Kugel ohne Nabel. *Melosira italica.*

Bezüglich des Entstehungsortes sind zwei Gruppen zu unterscheiden: 1. zwischen den Schalen der Mutterzelle *M. undulata*, *M. varians*, *M. Borreri*, *M. nummuloides*. 2. zwischen den Gürtel-

1) S. auch W. Smith, Synopsis, Tab. 50.

bändern der Mutterzelle *M. granulata*, *M. islandica* und Subsp. *helvetica*, *M. italica* und Subsp. *subarctica*. Die Kontinuität des Fadens wird nicht unterbrochen bei *M. undulata* und *M. varians*, deren Auxosporen zugleich teilweise in der Mutterzelle stecken bleiben. — Durch die Auxosporenbildung der anderen Arten wird die Fadenkontinuität unterbrochen: bei *M. Borreri*, *M. nummuloides*, *M. islandica* und Subsp. *helvetica*, *M. granulata* erscheinen die Auxosporen am Ende eines Fadenteils und besitzen glatte Kugelform (*M. Borreri* Linsenform). Die Auxospore von *M. italica* Subsp. *subarctica* bleibt meistens nur noch mit einer isolierten Mutterzellhälfte in Verbindung, und bei *M. italica* sind zwei Auxosporen mit zwei zusammenhängenden, im übrigen aber isolierten Mutterzellhälften verbunden; auch diese Auxosporen haben glatte Kugelform. Ob diese Form der Isolierung bei *M. italica* stets zutrifft, ist nach den relativ wenigen Funden noch zweifelhaft[1]).

Nicht genügend bekannt ist die Auxosporenbildung der folgenden Melosiren:

Melosira subflexilis Kütz.[2]). Nach der Abbildung liegt die Auxospore als Endzelle eines Fadens vor einer Schale der Mutterzelle; ob sie in dieser mit einem Nabel stecken bleibt, ist nicht ersichtlich.

Melosira arenaria Moore soll die Auxosporen nach Fr. Schmitz[3]) analog dem Typus von *M. varians* bilden, doch fehlen nähere Angaben; insbesondere ist zweifelhaft, ob die Pervalvarachse der Auxospore die gleiche Achse ihrer Mutterzelle kreuzt, wie dies dem Genus *Orthosira*, zu dem Schmitz die Art ausdrücklich stellt, nach E. Pfitzer[4]) eigentümlich sein soll. Da dies Schmitz's Hinweis auf *M. varians* direkt widersprechen würde, ist die Achsenkreuzung bei *M. arenaria* nicht wahrscheinlich. Ich habe inzwischen ausgeführt[5]), daß das Genus *Orthosira* nicht haltbar ist.

Melosira Roeseana Rbh. (*Orthosira spinosa* Sm.). Die Achsenkreuzung der Auxosporen wurde zuerst von Thwaites, dann von Fr. Schmitz beobachtet. Thwaites[6]) hielt die Art aber für

1) Ich habe nachträglich eine Auxospore gesehen, die am Ende eines mehrzelligen Fadenstückes aufsaß.

2) W. Smith, Synopsis II, p. 57, Tab. 51, Fig. 331.

3) a. a. O., p. 4.

4) a. a. O., p. 134.

5) O. Müller, a. a. O., Nyassaland. Zweite Folge, p. 274.

6) Thwaites. Further observations on Diat. Ann. and. Mag. of nat. hist. 1848. I, p. 168, Tab. XI, B. — Smith, Synopsis II, Tab. E., Fig. 337.

Aulacosira crenulata und Smith, der die Zeichnung kopierte, für *Orthosira orichalcea* W. Sm.[1]). Pfitzer[2]) macht über die Beobachtungen Fr. Schmitz's einige Mitteilungen, aber eine ausführlichere Darstellung fehlt. Der Abbildung Thwaites' in Smith', Synopsis zufolge werden die Gürtelbänder abgesprengt, die Fadenkontinuität ist unterbrochen, das Plasma rundet sich innerhalb des Perizoniums, bezw. einer Schleimhülle zunächst zu einer Kugel ab, und streckt sich dann in der Achsenrichtung senkrecht zur Pervalvarachse der Mutterzelle. Die Auxospore liegt lose in der Hülle.

Melosira italica β crenulata Kütz. Noch unsicherer ist die Kritik der Abbildung von *M. orichalcea* Kütz[3]). Meiner Ansicht nach[4]) entspricht die dargestellte Form *M. italica β crenulata*. Aus der Figur ist nur die Lage der Auxospore innerhalb des Fadenverbandes zu erkennen, was aber mit der gewöhnlichen Lage der Auxosporen bei *M. italica* nicht übereinstimmt.

Die Auxosporenbildung der Melosiren und der meisten *Centricae* erfolgt, soviel bekannt, nach dem von G. Karsten[5]) aufgestellten Typus IV, wonach eine Auxospore durch einen unterdrückten Teilungsvorgang aus einer Mutterzelle entsteht. Karsten weist aber die Möglichkeit nicht von der Hand, *Diatomeae centricae* kennen zu lernen, die von ihrer typischen Art der Auxosporenbildung abweichen. Das, wie es scheint, ausschließliche Hervorgehen der Auxosporen von *M. islandica* aus gemischtzelligen Fäden und die damit in Zusammenhang stehenden vorher besprochenen Verhältnisse deuten vielleicht auf eine solche Abweichung. Die Ermittelung, ob die Auxosporen-Mutterzellen gleichartige Hälften besitzen oder ob dieselben aus einer grobporigen und einer feinporigen Hälfte bestehen, ist mir bisher nicht gelungen, da die jüngeren Hälften der Mutterzellen aller von mir beobachteten Auxosporen abgefallen waren. Diese Feststellung und besonders das Verhalten der Kerne würden von großen Interesse sein.

Ob bei *M. islandica* Subsp. *helvetica* und bei *M. italica* ein ähnliches Verhältnis der gemischtzelligen Fäden zur Auxosporenbildung besteht, habe ich nicht ermitteln können, weil die Struk-

1) S. darüber: Müller, Nyassaland. Zweite Folge, p. 274.

2) a. a. O., p. 134.

3) Kützing, Synops. Diatom. 1833, Tab. 17, Fig. 68.

4) a. a. O., p. 261.

5) Karsten, Untersuch. III, p. 220. — Kieler Bucht, p. 171, 182.

turverhältnisse der Fäden ungeeignet sind. Bei *M. islandica* Subsp. *subarctica* fallen die Unterschiede zwischen gröberen und feineren Poren, bezw. Wandstärken zwar mehr ins Auge, aber auch bei dieser Subspezies habe ich die Auxosporen nur mit einer einzelnen Mutterzellhälfte im Zusammenhange gesehen.

Die Befunde bei der Keimung der Auxosporen von *M. islandica* ergaben, daß die ersten Zellen der neuen Generation zwar in mancher Hinsicht von den vegetativen Zellen der dickwandigen und grobporigen Fäden abweichen, aber sich deren Habitus bei fortgesetzten Teilungen immer mehr nähern; jedenfalls aber waren sie dickwandig und grobporig. — Die Keimfäden von Subsp. *helvetica* gleichen den vegetativen Fäden mit gröberen Strukturen. — Auch der einzig beobachtete Keimfaden aus einer Auxospore von *M. italica* stimmt mit den gröber strukturierten vegetativen Fäden dieser Art überein, und ebenso verhielt sich das Teilstück eines Keimfadens von *M. italica* Subsp. *subarctica*.

Aus diesen Befunden darf wohl geschlossen werden, daß die veränderten Zellfäden dieser Melosiren durch Auxosporenbildung in die ursprüngliche Art zurückschlagen, mithin nicht Mutation sondern Pleomorphismus vorliegt; Pleomorphismus, weil mehr als zwei veränderte Zellformen beobachtet sind. Welche Ziele aber die Art mit diesem Pleomorphismus verfolgt, ist zunächst nicht zu erkennen. Die Deutung als Dauer- oder Schwebegenerationen im Sinne von H. Gran und G. Karsten scheint hier aus den p. 54 erörterten Gründen ausgeschlossen; ebenso ein Saisondimorphismus, da das gleichzeitige Vorkommen der dickwandigen und der dünnwandigen Generation sicher ist. Die bei *M. islandica* bestehenden eigenartigen Verhältnisse fordern aber auf, die Beziehungen zur Auxosporenbildung ins Auge zu fassen, die vielleicht einen Einblick in diese Erscheinungen gestatten. In dieser Hinsicht würde die Auffindung von Auxosporen der *Melosira granulata* aussichtsvoll sein, weil deren Pleomorphismus stark ausgeprägt ist und die drei verschiedenen Generationen vielfach nebeneinander vorkommen.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren wurden mit dem Abbéschen Zeichenapparat bei 1000 maliger Vergrößerung entworfen. 1 mm = 1 μ.

Tafel I.

Fig. 1. *Melosira islandica* n. sp. *Forma curvata*. Status α, dickwandig und grobporig.

Fig. 2. *Melosira islandica* n. sp. *Forma curvata*. Status β. Gemischtzellig mit dreierlei Zelltypen; dickwandig und grobporig, mittelstarkwandig und mittelfeinporig, dünnwandig und feinporig.

Fig. 3. *Melosira islandica* n. sp. *Forma recta*. Status β. Gemischtzellig mit verschiedenen Zelltypen; dickwandig und grobporig, dünnwandig und feinporig.

Fig. 4. *Melosira islandica* n. sp. Status β. Auxospore vor dem Gürtelbande einer grobporigen Mutterzellhälfte, schief aufsitzend. Die ältere (äußere) Auxosporenschale hat bereits ein Gürtelband ausgebildet. Mutterfaden gemischtzellig.

Fig. 5. *Melosira islandica* n. sp. Status α. Auxosporenkeimung. Drei Zellen, dickwandig und grobporig.

Fig. 6. *Melosira islandica* n. sp. Auxospore isoliert, keine der beiden Schalen hat ein Gürtelband ausgebildet.

Fig. 7. *Melosira islandica*. Subspezies *helvetica* n. subsp. Status β? Verschiedene Zelltypen.

Fig. 8. *Melosira islandica*. Subsp. *helvetica*. Status α? Anfangszellhälfte des Fadens hat etwas verlängerte Poren.

Fig. 9. *Melosira islandica*. Subsp. *helvetica*. Status β? *Forma tenuis*. Verschiedene Zelltypen.

Fig. 10. *Melosira islandica*. Subsp. *helvetica*. Auxospore isoliert. Keine der beiden Schalen hat ein Gürtelband ausgebildet.

Fig. 11. *Melosira islandica*. Subsp. *helvetica*. Keimfaden. Beide Zellen haben sich zu einer neuen Teilung ausgezogen.

Tafel II.

Fig. 1. *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. Status γ? Dünnwandig und feinporig.

Fig. 2. *Melosira italica*. Var. *tenuissima* Grun. = *Melosira tenuissima* Grun.

Fig. 3. *Melosira italica* mit Dauersporen = *Melosira laevis* Grun. Gruppe von zwei Sporen.

Fig. 4. *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. Status γ? mit Auxosporen vor den Gürtelbändern je einer benachbarten Mutterzellhälfte; sehr schief aufsitzend.

Fig. 5. *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. Auxosporenkeimung, vier Zellen. Eine Auxosporenhälfte hat eine doppelte Schale gebildet.

Fig. 6. *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. Auxospore isoliert. Eine der Hälften mit doppelter Schale.

Fig. 7. *Melosira italica*. Subspezies *subarctica* n. subsp. *Forma recta*. Status β. Gemischtzellig mit verschiedenen Zelltypen, dickwandig und grobporig und dünnwandig und feinporig.

Fig. 8. *Melosira italica*. Subsp. *subarctica* n. subsp. *Forma curvata*. Status β. Gemischtzellig mit verschiedenen Zelltypen.

Fig. 9. *Melosira italica*. Subsp. *subarctica* n. subsp. *Forma tenuis*., aus der die Auxosporen hervorgehen.

Fig. 10. *Melosira italica*. Subsp. *subarctica* n. subsp. Auxospore isoliert, keine der beiden Schalen hat ein Gürtelband gebildet.

Fig. 11. *Melosira italica*. Subsp. *subarctica* n. subsp. Auxospore vor dem Gürtelbande einer Mutterzellhälfte. Auxospore sitzt schief auf.

Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen.

Von

Ernst Pringsheim.

A. Historische und sachliche Einleitung.

Es ist eine seit langem bekannte Erscheinung, daß abgeschnittene Sprosse, besonders von Sukkulenten, noch lange nach der Abtrennung vom Mutterstock oder der Wurzel an der Spitze fortwachsen und turgeszent bleiben können, während die älteren Teile der Reihe nach welken, schrumpfen und verdorren[1]). Bei de Candolle[2]) und Treviranus[3]) finden sich Notizen hierüber, die aber nur ganz kurz die einfache Tatsache melden. Seitdem ist diese Erscheinung zwar manchmal beobachtet und erwähnt, aber nie auf ihre physikalischen und physiologischen Ursachen hin untersucht worden. Frank[4]) zB. erwähnt, ohne irgendwie auf Gründe einzugehen, daß beim Welken sehr oft nur die ausgebildeten Blätter zugrunde gehen, während die jüngsten, noch nicht völlig erwachsenen und entfalteten sich erholen, wenn die Pflanze von neuem mit Wasser versorgt wird. Ähnlich sind die Angaben überall, wo davon die Rede ist.

Ein etwas näheres Eingehen auf die Frage, warum denn die jungen Blätter länger frisch bleiben, finden wir meines Wissens zuerst bei Meschayeff[5]). Er erwähnt, daß bei welken Pflanzen in der „Herborisierbüchse" die oberen Blätter sich auf Kosten des Stengels (und der unteren Blätter?) erholen; daß gefallene

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1897. I, p. 194.

2) De Candolle, Pflanzenphysiologie, übers. von Röper 1833, I, p. 176.

3) Treviranus, Physiologie 1835, I, p. 511.

4) Frank, Die Pflanzenkrankheiten in Schencks Handbuch der Botanik, I, p. 451.

5) Meschayeff, Über die Anpassungen zum Aufrechterhalten der Pflanzen und die Wasserversorgung bei der Transpiration. Bull. de la soc. imp. des Naturalistes de Moscou 1882. Zitiert bei Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen, Jena 1904, p. 228.

daß die jüngsten, dem Vegetationspunkt benachbarten Teile am längsten turgeszent bleiben, daß dagegen die älteren, besonders die Blätter, bald schlaff herabhängen. Die Stengelteile mit den Leitbahnen werden dabei deutlich bevorzugt. Zunächst liegt es nahe, daran zu denken, daß die jungen Teile weniger schnell ihr Wasser verlieren, weil sie besser gegen Transpiration geschützt sind. Doch wie ich zu beweisen haben werde, wäre das ein Irrtum. Meine Transpirationsversuche geben dafür zahlenmäßige Belege. Vielmehr findet in der welkenden Pflanze ein Wassertransport in die zu erhaltenden Teile statt.

Einen ersten Beweis hierfür gibt ein Versuch, in dem kurz abgetrennte Sproßgipfel mit solchen verglichen wurden, die an der tiefer unten abgeschnittenen Pflanze gelassen wurden. Überließ ich beide dem Welken, so vertrockneten die kurzen Endstücke bedeutend schneller. Daraus konnte man schon schließen, daß unter diesen Umständen auch das in den unteren Teilen befindliche Wasser den oberen zugute kommt, wenn man sie in ihrem Zusammenhange welken läßt.

Doch gilt der Nutzen, den die Pflanze von dem erwähnten Vorrat durch den Transport in die für die Erhaltung wichtigen Teile erfährt, immer nur bis zu einem bestimmten Grade der Lufttrockenheit. Dieses Feuchtigkeitsminimum wechselt mit der Art der Pflanze und ihrer Anpassung an Wassermangel. Die Mehrzahl unserer schnell welkenden Pflanzen werden bei einem Aufenthalt in trockener Zimmerluft kaum das längere Turgeszentbleiben der Spitzenteile beobachten lassen, weil sie im ganzen zu schnell vertrocknen. Dennoch haben auch sie die Fähigkeit des Wasserdéplacements, die sich zeigt, sobald man ihnen Schutz gegen zu starke Transpiration gibt, sodaß sie Zeit haben, ihre verhältnismäßig geringe verfügbare Wassermenge in die jungen Teile zu transportieren. Nur die eigentlichen, sukkulenten Xerophyten sind so gut geschützt, daß sie fast jeden Grad von Trockenheit der Luft eine Zeitlang ertragen können. Für die übrigen Gewächse gibt es einen Punkt, wo sie so schnell vertrocknen, daß auf keine Weise mehr Rettung möglich ist. Wird dieser überschritten, so werden gewöhnlich die jüngsten, zartesten Teile dem Tode durch Vertrocknen am ersten anheimfallen, weil sie an sich meist schlecht gegen Verdunstung geschützt sind. Was sie retten kann, ist nur die Zufuhr von Wasser aus den älteren Teilen.

Diese aber ist nur möglich, solange die Turgeszenz nicht ganz

aufgehoben ist, solange die Pflanzen also nicht ganz welk sind, und auch dann braucht sie eine gewisse Zeit.

Das Feuchtigkeitsminimum, bei dem es noch zu einem erfolgreichen Wassertransport kommt, ist nicht nur von Art zu Art verschieden, sondern kann auch bei den einzelnen Individuen, je nach ihrer „Gewöhnung" wechseln. Es besteht eine Anpassungsfähigkeit, ein „Ökologismus"[1]), der Pflanzen, die von Anfang an wenig Wasser bekamen, befähigt, bedeutend längere Dürreperioden zu überdauern als feucht gewachsene. Hierher gehört auch die Erscheinung, daß manche Pflanzen, zB. *Abutilon, Coleus* in trockener Luft ihre Blätter fallen lassen, um dann neue, den Bedingungen besser angepaßte zu treiben.

Eine sehr schöne Anpassungsfähigkeit, selbst an die Extreme von fast absoluter Trockenheit des Bodens und vollkommener Wassersättigung der Erde und der Luft, fand ich bei Keimlingen von *Cucurbita Pepo.* Bei ganz jungen Keimpflanzen ist einmal noch ein Teil der Widerstandsfähigkeit des Samens gegen Trockenheit, anderseits eine große Plastizität der embryonalen Gewebe vorhanden. Wenn also die extremen Einflüsse früh genug einsetzen, können sie die Pflanze zu einer starken Umgestaltung gegenüber den normalen Umständen veranlassen, während eine ältere Pflanze schnell zugrunde ginge. Wurden *Cucurbita*-Keimlinge von Anfang an nur sehr wenig gegossen, so blieb das Hypokotyl kurz, die Kotyledonen vergrößerten sich kaum, die ganze Pflanze nahm einen gedrungenen Habitus an und zeigte nur die Anlage des ersten Blattes. Sie war dunkelgrün, hatte kleine Zellen und Interzellularen und hielt die Trockenkeit, fast ohne zu wachsen, sehr lange aus. Zog ich die Pflanzen dagegen im dampfgesättigten Raum in einem unten in Wasser stehenden Topf, so wuchsen sie schnell zu ansehnlicher Länge mit großen Kotyledonen und vielen Blättern. Sie waren hellgrün, hatten große Interzellularen und dünne Kutikula. Die Spaltöffnungen waren weit offen, häufig trat Guttation ein, ein Zeichen, daß die Transpiration ganz unterdrückt war. Lüftete man nun die Glocke auch nur wenige Minuten, so hingen bald die Blätter schlaff herab, die Pflanze war unrettbar verloren, falls sie nicht schnell wieder bedeckt wurde.

Für meine Zwecke waren solche leicht welkenden und bei mangelnder Wasserzufuhr sofort das Wachstum sistierenden Pflanzen kaum zu gebrauchen. Doch konnte ich immerhin beobachten, daß

1) Detto, Theorie der direkten Anpassung. Jena 1904, p. 30.

große, im Topf gezogene Pflanzen von *Cucurbita Pepo* abgeschnitten ihre jungen Teile länger frisch erhielten als die alten. Wurden sie in einem Glasgefäß aufgehängt, dessen Luft durch Wasser am Boden feucht gehalten wurde, so wuchsen sie auch ein wenig an der Spitze fort, während die alten Blätter zugunsten der jüngsten unter Gelbwerden geopfert wurden.

Da ich ein Gleiches für typische Hygrophile, zB. *Hippuris vulgaris* und *Oenanthe aquatica*, allerdings nur im dampfgesättigten Raum, nachweisen konnte, so möchte ich glauben, daß es kaum irgend welche Pflanzen gibt, die nicht unter Umständen die Erhaltung der Spitze unter Opferung der älteren Teile zeigten. Eine Ergänzung des Gesagten gibt der folgende Versuch. Läßt man Pflanzen, die mit Wasserreserven versehen sind, an trockener Luft schnell und gleichmäßig welken und bringt sie dann in den dampfgesättigten Raum, so sieht man die jungen Blätter turgeszent werden. Von außen kann das Wasser nicht aufgenommen worden sein, da die Pflanzen nicht imstande sind Wasserdampf in irgendwie nennenswerter Menge zu kondensieren[1]). Wenn man den Versuch am Licht ansetzt, können die Pflanzen auch nicht durch Strahlung so viel Wärme verlieren, daß sich Tau auf ihnen bildete. Sie werden im Gegenteil wärmer sein als die Umgebung und noch Dampf abgeben. Daher kann das Wasser nur aus den älteren Teilen stammen. Der Versuch ist der alte Meschayeffsche[2]) und ein guter Beweis für das Eintreten des Wasserdéplacements.

Doch konnte es mir nicht genügen, festgestellt zu haben, daß Wasser transportiert wird, ich mußte Klarheit über die quantitativen Verhältnisse in der Wasserökonomie welkender Pflanzen haben; das heißt ich mußte feststellen, zu einem wie großen Teile das in den älteren Blättern enthaltene Wasser den jungen zugute kommt und wieviel davon durch Verdunstung verloren geht. Dazu stellte ich Transpirationsversuche an, um den absoluten und relativen Wasserverbrauch der einzelnen Organe mit und ohne Aussaugen zu kontrollieren.

II. Die Wasserökonomie.

Wie oben betont, macht sich die Erhaltung der jungen Teile bei rasch welkenden Pflanzen wenig geltend, spielt dagegen eine große Rolle im Leben der an Trockenheit angepaßten Sukkulenten. Bei diesen mußte es gelingen, mit Hilfe der Wage die Größe des

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1897, Bd. I, p. 143.

2) Meschayeff, l. c.

Wasserdéplacements zu eruieren. Denn da der Wasserverlust der alten Blätter sich aus zwei Summanden, der Eigentranspiration und der Abgabe an die jungen Teile, zusammensetzt, so war die Menge des beförderten Wassers mit Kenntnis der beiden anderen Größen gegeben. Es galt daher, den Gesamtwasserverlust und die Eigentranspiration festzustellen. Da man aber nicht dieselben Blätter einmal vor und dann nach dem Aussaugen wägen kann, so mußte ich mich auf vergleichende Bestimmungen mit einer größeren Anzahl beschränken. Um individuelle Unterschiede auszuschließen, konnte ich mich ohnehin nicht auf Einzeluntersuchungen verlassen. Als besonders geeignet für die Transpirationsversuche erwiesen sich *Sedum*-Arten, deren Blätter fleischig sind und nur mit geringer Fläche festsitzen, so daß sie sich ohne größere Verwundungen ablösen lassen, die einen Wasserverlust verursachen könnten. Um die Eigentranspiration der alten Blätter festzustellen, wurde ein Teil abgelöst, gewogen, und nach einiger Zeit der Wasserverlust festgestellt. Mit diesem wurde dann der der ausgesaugten, am Stengel gelassenen verglichen. Indem ich für beide dieselbe Transpirationsgröße einsetzte, konnte ich auf diese Weise die Wasserabgabe der alten Blätter an die jüngeren Blätter annähernd bestimmen.

Von drei Exemplaren von *Sedum spectabile*[1]) wurden am 20. Juni zehn der untersten Blätter abgenommen und mit zehn möglichst gleichen Blättern dreier anderer Pflanzen verglichen. Die abgelösten Blätter der ersten Serie und die ganzen Pflanzen der zweiten wurden auf Fließpapier ausgebreitet dem Welken überlassen. Am 10. Juli waren die sechs untersten Blätter der letzteren völlig trocken, die vier folgenden blieben länger lebend, sie standen höher am Stengel. Die abgelösten waren gleichmäßig welk, doch nicht tot.

Die Gewichtsverhältnisse zeigt die Tabelle, in der das Anfangsgewicht der abgelösten Blätter auch für die anderen als Vergleichsgröße angenommen wurde.

Sedum spectabile.

		Alle 10 Blätter	Die untersten 6	Die oberen 4
	I	Abgelöste Blätter		
a	Anfangsgewicht am 20. Juni	7,92 g	4,29 g	3,71 g
b	am 10. Juli	5,23 g	2,74 g	2,49 g
c	Verlust in % des Frischgewichtes	33,9 %	36,1 %	32,9 %

1) Dieser und die andern Spezies-Namen nach den Bestimmungen des Leipziger botanischen Gartens.

		Alle 10 Blätter	Die untersten 6	Die oberen 4
	II	An der Pflanze gelassene Blätter		
d	am 10. Juli	1,64 g	0,165 g	1,45 g
e	Verlust in % des Frischgewichtes	79,5 %	96,3 %	60,9 %
f	Transportierte Wassermenge in % des Frischgewichtes	45,6 %	60,2 %	27 %
g	Transportierte Wassermenge in % des gesamten Verlustes . . .	57,1 %	62,5 %	46 %

Man sieht also:

1. durch Vergleich von c und e, wieviel größer der Wasserverlust bei den ausgesaugten Blättern ist als bei den allein durch Transpiration an Gewicht abnehmenden;

2. aus g, ein wie großer Teil des gesamten Wasserverlustes auf das Deplacement kommt und

3. aus e und f, bis zu welchem Maße schon diese, nicht sehr fleischigen Blätter ausgesaugt werden können.

Bei diesen und den nachher mitzuteilenden Berechnungen ist zu beachten, daß ein gewisser Fehler dadurch entsteht, daß nicht nur Wasser, sondern auch plastische Nährstoffe aus den ausgesaugten Blättern aufgenommen worden waren; doch da die verwendeten Blätter, bei 100° getrocknet, nur 3,75 % feste Substanz ergaben, konnte der Fehler keinesfalls groß sein. Um zu ermitteln, wie groß er etwa sein könne, galt es festzustellen, in welchem Verhältnis das Trockengewicht ausgesaugter zu dem abgelöster Blätter nach einer gewissen Zeit stände. Daß ich auch die abgelösten Blätter eine Zeitlang welken ließ, hatte darin seinen Grund, daß ich die Versuchsbedingungen einander möglichst anähneln wollte. Dazu gehörte, daß sie ebenso lange Zeit zum Atmen haben mußten.

Zur Beantwortung der Frage, wieviel plastische Substanz den ausgesaugten Blättern entnommen wurde, machte ich folgenden Versuch:

Es wurden dreimal fünf der unteren Blätter von *Sedum spectabile* ausgesucht, die möglichst gleiche Dimensionen hatten. Partie I wurde abgelöst und frisch gewogen, II und III wurden an den abgeschnittenen Pflanzen gelassen. Nun wurde I offen ausgebreitet, II unter eine Glasglocke gebracht, deren Tubus offen war, und von III die unteren Teile, Blätter und Stengel mit geschmolzener Kakaobutter bestrichen, dann das Ganze trocken aufgehängt. Nach-

dem die Blätter von II und III gut lufttrocken waren, wurden die von III erst in der Wärme mit Fließpapier, dann mit Äther völlig entfettet und alle bei 100° getrocknet. Die Resultate der Wägung zeigt die Tabelle.

Sedum spectabile.

	I	II	III
frisch	1,074 g		
bei 100° getrocknet	0,064 g	0,020 g	0,039 g

Das heißt, die Blätter von *Sedum spectabile* werden in etwas feuchter Luft am besten von den in ihnen enthaltenen Nahrungsstoffen befreit, etwas schlechter, wenn sie mit Kakaobutter bestrichen werden, am schlechtesten abgelöst in trockner Zimmerluft. Die Differenz zwischen I und II ist nicht auf die Atmung zu schieben, denn die mußte bei I mehr ausmachen, da diese Blätter länger lebten. Dagegen die zwischen II und III ist auf diesen Umstand zu schieben, indem der Überzug jedenfalls die Atmungsgröße beträchtlich herabsetzte. Im ganzen sind aber die Differenzen so gering, daß die Fehler, die durch Transport plastischer Stoffe entstehen, für die oben mitgeteilten Resultate über die Wasserbewegung außer acht gelassen werden können. Größer ist wahrscheinlich ein anderer, die Resultate verkleinernder, also im umgekehrten Sinne wirkender Fehler. Ich habe für die ausgesaugten Blätter dieselbe Transpirationsgröße eingesetzt wie für die abgetrennten. Bei beiden wird der Transpirationsfaktor im Laufe des Welkens infolge erschwerter Wasserabgabe kleiner; doch bei den schneller welkenden in höherem Grade. Mit der Dauer des Versuches mußte der Fehler wachsen, ich durfte ihn also nicht zu lange ausdehnen. Dasselbe gilt für die meisten der mitgeteilten Experimente.

Die Berücksichtigung dieser Differenz würde noch höhere Werte für die deplacierte Wassermenge geben, das Grundresultat aber nicht verändern. Daher habe ich mich für berechtigt gehalten, auch sie zu vernachlässigen, um so mehr als es sich, wie betont, nur um Annäherungswerte handeln kann. Es werden auch nie alle Blätter gleich stark transpirieren und ausgesaugt werden, so daß am Schlusse des Versuches stets einige schon eine gewisse Zeit trocken waren, also nicht mehr transpiriert oder Wasser abgegeben hatten.

Daß man sich auf die Durchschnittszahlen nach sorgfältiger Auswahl durch das Augenmaß innerhalb der erlaubten Fehlergrenze

einigermaßen verlassen kann, zeigt, daß zB. von zweimal zehn Ausläufern von *Sempervivum Braunii*[1]) die eine Partie 10,44, die andere 10,22 g wog, und daß die erste nach 14 Tagen 65,4, die zweite 65,7 % an Gewicht verloren hatte. Ferner, daß von zweimal fünf Blütensprossen von *Sempervivum arachnoïdeum* die erste Partie 18,30, die andere 18,54 g wog und von zweimal 17 Sprossen von *Sedum album*, die noch dazu ziemlich differierten, die eine Partie 9,43, die andere 9,71 g.

Das Verhalten dieser letzterwähnten Pflanze gebe ich noch einmal in möglichst genauen Zahlen, die, wie man sehen wird, den Befund an *Sedum spectabile* bestätigen.

Von Partie I, enthaltend 17 Sprosse von *Sedum album*, wurden immer die zwei untersten Blätter abgelöst, diese 34 gewogen, von den 17 zu II gehörigen die entsprechenden an den Stengeln gelassen. Das geschah am 17. Juli. Von da ab wurden sowohl die einzelnen Blätter, als auch die ganzen Sprosse, auf Fließpapier ausgebreitet, in Zimmerluft der Transpiration überlassen. Am 21. Juli zeigte sich, daß von den 34 Blättern von I eins, dagegen von II 19 Blätter trocken waren. Diese wurden abgenommen, gewogen und mit der ganzen Partie I verglichen. Da hier regelmäßig das Aussaugen eines Blattes erst beginnt, wenn das nächst ältere schon trocken ist, habe ich die noch frischen von II weggelassen und den Rest auf den entsprechenden Wert gebracht. Die Zahlen werden so besser vergleichbar, als wenn ich die völlige Trockenheit aller 34 Blätter abgewartet hätte; um so mehr, als die 19 trockenen Blätter fast durchgehends die untersten waren, nur zwei von den darauf folgenden waren auch schon trocken.

Sedum album.

	I	II
17. Juli	0,985 g	—
21. Juli	0,638 g	auf 34 Bl. umgerechnet 0,0877 g
Verlust in % des Frischgewichtes	35,2 %	91,0 %
Transpiration in % des Wasserverlustes	100 %	38,7 %
Déplacement in % des Wasserverlustes	0 %	61,3 %

Die Tabelle bringt nichts eigentlich Neues, bestätigt aber in erwünschter Weise die oben (pag. 96) hervorgehobenen Resultate

1) Siehe Anmerkung p. 95.

über das Verhältnis des Wasserdéplacements zur Eigentranspiration. Sie gibt die Tatsachen vielleicht noch besser wieder, da sie sich auf kürzere Zeit beschränkt, was hier allerdings durch die Kleinheit der Blätter auch geboten war.

Eins geht aus diesen Versuchen noch nicht hervor, das ist das Verhältnis der Eigentranspiration alter und junger Blätter. Es könnte mir eingeworfen werden, daß die alten eines schlechteren Transpirationsschutzes wegen schneller vertrocknen als die jungen. Um zu entscheiden, ob dieser Einwurf begründet wäre, prüfte ich durch Wägungen den Wasserverlust abgetrennter Blätter von der Basis und von der Spitze, und zwar während längerer Zeit, bis zum Welken, das sonst bei Transpirationsversuchen nicht eintreten darf. Nach drei Tagen hatten zwölf Blätter des untersten Wirtels verschiedener Pflanzen von *Sedum spectabile*

von $4^1/_2$—$5^1/_2$ cm Länge . . . . . 5,8 %,
solche „ $3^1/_2$—4 „ „ . . . . . . 14 „
und „ „ 2 —3 „ „ . . . . . . 21 „

ihres Gesamtgewichtes verloren. Die jüngsten Blätter transpirierten also, auf ihre Masse bezogen, bedeutend stärker als die älteren. Das mochte zum Teil auf die größere Oberfläche im Verhältnis zum Volumen zurückzuführen sein, zum Teil aber auch auf die geringere Dicke der Cuticula und andere Unterschiede in der anatomischen Beschaffenheit. Ähnliche Verhältnisse fand Aubert[1]) für *Sedum dendroïdeum*.

Ebenfalls auf das Verhältnis der Eigentranspiration alter und junger Blätter prüfte ich noch *Sempervivum Braunii*, bei dem auch eine große Widerstandsfähigkeit gegen Vertrocknen festgestellt werden konnte, indem bei abgeschnittenen Rosetten, die offen im Laboratorium lagen, der Vegetationspunkt mit dem angeschwollenen kurzen Stamm selbst nach sechs Wochen noch turgeszent war, während die älteren Blätter der Reihe nach von außen nach innen abgetrocknet waren. Ich gebe die Resultate einiger Transpirations-Wägungen mit Blättern verschiedenen Alters in der folgenden Tabelle. Der 19. Juni ist der Anfang des Versuches. Unter I sind die Durchschnitte der Gewichte von 20, etwa 3—$3^1/_2$ cm langen Blättern, unter II die von ebenso vielen 2—$2^1/_2$ cm langen, unter III die einer gleichen Anzahl ganz junger von etwa 1 cm Länge verzeichnet.

1) Aubert, Recherches sur la Turgescence et la Transpiration des Plantes grasses. Ann. d. sciences nat. 7. Sér. XVI, p. 72.

Sempervivum Braunii.

	I 3—3½ cm	II 2—2½ cm	III zirka 1 cm
19. Juni	0,771 g	0,203 g	0,077 g
20. Juni	0,664 g	0,167 g	0,012 g
Verlust in % des Anfangsgewichtes	13,9 %	18,1 %	84,5 %
22. Juni	0,503 g	0,126 g	0,007 g
Verlust in % des Anfangsgewichtes	34,8 %	37,8 %	96,1 %

Auch hier, wo die jungen Blätter an der im ganzen welkenden Pflanze die älteren lange überleben, bestätigt sich die Regel, daß sie an sich stärker transpirieren und ohne Hilfe viel schneller durch Vertrocknen zugrunde gehen als diese. Eine Erscheinung ist mir dabei aufgefallen, die ich nicht ganz deuten kann, daß nämlich die jüngsten Teile am Vegetationspunkt, auch nachdem die Blätter bis hoch hinauf abgestorben sind, noch lange frisch bleiben, länger selbst, als wenn man sie von vornherein isoliert. Offenbar brauchen sie Zeit, um sich auf die Trockenperiode gewissermaßeu vorzubereiten. Worin aber diese Vorbereitung besteht, kann ich im einzelnen nicht angeben. Im ganzen wird es so ähnlich sein, wie ich es oben für Keimpflanzen geschildert habe[1]). Die noch plastischen Formelemente passen sich durch ihre anatomische Ausgestaltung der Trockenheit an.

Aus der Tabelle ersieht man, daß die für den 22. Juni angegebenen Gewichtsverluste von I und II wenig differieren. Das hat seinen Grund darin, daß die ältesten Blätter schon am 20. Juni Absterbeerscheinungen zeigten. Sie wurden von der Spitze her gelb und durch Injektion der Interzellularen durchscheinend. Am 22. Juni waren die ganzen Blätter ergriffen. Doch waren sie trotzdem noch fast so gut gegen Verdunstung geschützt wie die mittleren, die noch alle grün waren. Am 4. Juli waren allerdings die Blätter von I ebenso wie die von III völlig trocken, während die von II zum größten Teile lebten und jedes von diesen mehrere kleine Wurzeln an der Basis getrieben hatte.

Dieses Injizieren der Interzellularen scheint eine den *Sempervivum*-Arten eigentümliche Reaktion auf Verwundung zu sein, da ich es bei allen Pflanzen, auch wenn sie im ganzen an der Basis abgeschnitten wurden, von den der Wundstelle benachbarten Blättern angefangen bis zu den ferneren, wo es zunächst nur die Spitze

1) Vgl. p. 93.

einnahm, fand, während einzelne abgenommene Blätter alle gleichmäßig, von der Spitze basipetal fortschreitend, injiziert wurden. Worauf auch diese Erscheinung beruhen mag, für mich war es wichtig zu konstatieren, ob ein Teil auch noch des in diesen toten Blättern enthaltenen Wassers von den lebenden Teilen verwertet werden konnte. Das aus der Tabelle ersichtliche stärkere Transpirieren der toten Blätter mußte die Menge des zum Deplacement verwertbaren Wassers herabsetzen. Doch braucht das Absterben kein Grund zu sein, daß das in diesen Blättern enthaltene Wasser für die Pflanze gänzlich verloren ist. So wie der Stengel Wasser durch eine Schnittfläche aufnehmen oder jede Zelle aus imbibierten Wandungen und Gefäßen schöpfen kann[1]), so konnte auch hier möglicherweise die Pflanze den Saft der toten Blätter ausnützen.

Gleichzeitig mit der Prüfung dieser Frage wollte ich auch versuchen, einige Klarheit über die Bedingungen zu erhalten, unter denen dieses Absterben und das Austreten des Saftes in die Interzellularen eintritt.

Da ich es bei *Sempervivum* gefunden hatte (und nirgends war es sonst so ausgeprägt), verwendete ich auch eine *Sempervivum*-Art und zwar eine besonders fleischige, *Sempervivum glaucum*, zu den folgenden Versuchen. Es waren zwei Möglichkeiten vorhanden. Entweder konnte die Erscheinung Folge des Welkens oder aber der Verwundung sein, wofür ich mich oben auf Grund des äußeren Ansehens vermutungsweise ausgesprochen habe.

Zwei große Rosetten mit jungen Blütensprossen von *Sempervivum glaucum* wurden am Wurzelhals abgeschnitten und von den unteren trocknen Blättern befreit, dann von der einen die zehn untersten Blätter abgelöst und gewogen. Schon am nächsten Tage waren diese Blätter bis fast zur Basis injiziert, während von den zehn an der Pflanze gebliebenen des anderen Exemplars nur die untersten ganz injiziert, die oberen nur von der Spitze her und am Rande entlang angegriffen waren. Die Partien an der Mittelrippe blieben am längsten verschont, was an den an der Pflanze sitzenden deutlicher war.

Daraus, daß die abgelösten Blätter schneller abstarben, geht schon hervor, daß es nicht die einfache Folge des Wasserverlustes sein konnte, da sie ja weniger Wasser verloren. Für die Verwundung als Ursache spricht, daß die Verletzungen an dem im

1) Pfeffer, Energetik 1892, p. 258.

ganzen abgeschnittenen Exemplare geringer waren, was mit dem geringeren Überhandnehmen der Absterbeerscheinungen zusammentrifft.

Noch deutlicher wurde dieser Zusammenhang, als ich zwei Exemplare verglich, deren Wurzeln in Wasser tauchten, und von denen das eine nahe der Basis durchschnitten, die Wunde mit Kakaowachs verschlossen wurde. Hier starben die Blätter schnell und ungefähr gleichzeitig ab, während bei dem anderen Exemplar nur einige von den untersten zugrunde gingen, wie es gewöhnlich beim Versetzen in neue Verhältnisse eintritt.

Die erwähnten zehn Blätter von Exemplar I, deren Frischgewicht durchschnittlich 2,70 g war, wogen nach drei Tagen, wo sie alle ganz durchscheinend waren, durchschnittlich 1,95 g, die fünf untersten von II, die ganz trocken waren, 0,30 g und alle zehn von II 0,71 g.

Sempervivum glaucum.

	I 1—10	II 1—5	II 1—10
19. Juni	27 g	13,5 g	27 g
22. Juni	19,5 g	1,5 g	7,1 g
Wasserverlust in % des Frischgewichtes	28 %	88,9 %	73,7 %
Déplacement in % des Frischgewichtes	0 %	60,9 %	45,7 %

Die Tabelle zeigt die Bestätigung der ausgesprochenen Vermutung, daß auch die injizierten, toten Blätter noch einen großen Teil ihres Wassergehaltes an die jungen, lebenden Teile abgeben.

Auf große Genauigkeit können diese Bestimmungen keinen Anspruch machen. Doch sind die Ausschläge so groß, daß die Schlußfolgerungen immerhin gesichert erscheinen.

Zum Teil mag der geringere Wasserverlust der älteren Blätter, die dadurch umso besser in den Stand gesetzt werden, den jüngeren von ihrem Vorrat abzugeben, auf die verhältnismäßig kleinere Oberfläche zurückzuführen sein, zum Teil auf die Ausbildung der Cuticula und der Spaltöffnungen, jedenfalls ist der Nutzen für die Wasserökonomie in der Gefahr des Vertrocknens deutlich.

Die mitgeteilten Ergebnisse über die stärkere Eigentranspiration junger Pflanzenteile konnten mir jedoch nicht genügen, da die Verhältnisse möglicherweise von Fall zu Fall schwanken konnten. Gerade bei solchen, mit dem biologischen Charakter und dem

Maße der Anpassung wechselnden, spezifischen Größen, wie es die relative Transpirationsmenge ist, wird die Gefahr groß, Befunde an einer oder wenigen Arten fälschlich als allgemeine Regeln hinzustellen. Deshalb stellte ich noch verschiedene Versuche an, um zu ermitteln, wie sich die auf das Gewicht bezogene Transpiration junger zu der alter Blätter verhalte. Zu einem von ihnen benutzte ich *Cotyledon gibbiflora.* Sechs junge Blätter von einer eben ausgetriebenen Rosette wurden mit sechs großen, vorjährigen verglichen.

Cotyledon gibbiflora.

	Alte Blätter	Junge Blätter
9. Juli	44,26 g	1,545 g
10. Juli	42,46 g	1,264 g
Verlust in % des Frischgewichtes	4,06 %	18,1 %

Auch hier also bei isolierten Blättern stärkere Transpiration der jungen.

Größeren Wasserverlust der oberen Teile konstatierte ich ferner bei Ausläufern von *Sempervivum Braunii,* die an der Spitze eine kleine Rosette trugen. Der Versuch diente in der Hauptsache wieder der Bestimmung des Wasserdéplacements. Zehn Stück Ausläufer wurden im ganzen von der Mutterpflanze abgetrennt und zwar so, daß sie alle möglichst gleich groß waren, zehn dicht unter der Rosette durchschnitten, nachdem sie ebenso ausgesucht worden waren. Nach 14 Tagen waren die obersten Blätter an den unteren Teilen der durchschnittenen noch frisch, die Rosette dagegen fast vertrocknet, während bei den im ganzen gelassenen der ganze innere Rosettenteil turgeszent, die übrigen Blätter dagegen völlig trocken waren. Alle hatten etwa 65,5 % ihres Anfangsgewichtes verloren, wenn ich sie im ganzen wog. Bei den durchschnittenen hatten aber die oberen Teile 75,4 %, die unteren 41,7 % verloren.

Sempervivum Braunii (Ausläufer).

	I	II	Oben	Unten
19. Juni frisch	10,44 g	10,22 g	7,32 g	2,90 g
4. Juli gewelkt	3,60 g	3,49 g	1,80 g	1,69 g
Verlust in % des Frischgewichtes . .	65,4 %	65,7 %	75,4 %	41,7 %

Man sieht aus der Beschreibung und der Tabelle, daß an den im ganzen abgetrennten Ausläufern die unteren Blätter einen Teil ihres Wassers an die oberen abgaben und daß an den durchschnittenen die jungen Teile stärker transpiriert haben als die alten.

Noch ein Beispiel dafür, daß die zu erhaltenden Teile, hier die unreifen Früchte, die weniger wichtigen aussaugen, gaben mir die Blütensprosse von *Sempervivum arachnoïdeum*. An im ganzen aufgehängten Stücken zeigten sich nach 23 Tagen die Fruchtknoten stark angeschwollen, während sie an den in der Mitte durchschnittenen, bei denen an den oberen Teilen nur ganz kleine Blätter saßen, kaum dicker geworden waren. Ich schnitt nun auch erstere möglichst in gleicher Weise ab, wobei der Fehler nicht groß sein kann, weil der untere, trockene Teil wenig wog, nämlich Stücke von etwa 1 cm Länge, was die mögliche Ungenauigkeit wenigstens um das vierfache übertraf, nur 0,012 g. Beim Wägen fand ich, daß die oberen Teile dieser mit den angeschwollenen Früchten durchschnittlich 0,31, die der durchschnittenen 0,18 g wogen. Die Differenz ist sicher zum größten Teil auf Rechnung der Früchte zu setzen.

Folgende Pflanzen untersuchte ich auf ihre Fähigkeit, Wasser aus den alten in die wachsenden Teile zu transportieren. Sie zeigten sie alle, obwohl sie den verschiedensten Klassen und Familien angehören. Die mit einem Stern * versehenen zeigten die Erscheinung besonders schön.

Asparagus maritimus,
**Bryophyllum calycinum,*
Callisia repens,
**Cotyledon gibbiflora,*
* „ *Saxifraga,*
**Crassula spathulata,*
„ *tetragona,*
Cucurbita Pepo,
**Echeveria spec.,*
Euphorbia Myrsinites,
Helianthus annuus,
**Ipomoea purpurea,*
Isatis tinctoria,
Kleinia articulata,
**Mesembryanthemum edule,*
**Orchis latifolia,*
* „ *maculata,*
Pelargonium peltatum,
**Portulaca grandiflora,*
**Rhipsalis Cassytha,*
Ricinus communis,
**Rochea falcata,*
Rosa Centifolia,
Sambucus nigra,
Saxifraga Aizoon,
„ *Geum,*
„ *Hostii,*
**Sedum album,*
„ *Fabaria,*
* „ *reflexum,*

gekehrter Richtung vorhanden ist. Besondere Hubkräfte sind dann theoretisch nicht zu fordern.

So ungefähr liegt die Sache bei den höheren Pflanzen auf der Strecke zwischen den Gefäßbündelenden und der transpirierenden Oberfläche, die bei den spezifischen Transpirationsorganen, den Blättern, durch die feine Verteilung der ersteren möglichst verkürzt ist, weil diese Art der Wasserbewegung an Ausgiebigkeit und Schnelligkeit erheblich hinter der in den Leitbahnen zurücksteht. Letztere hat bekanntlich noch keine ausreichende physikalische Erklärung gefunden, doch können wir dieses Problem hier nicht hereinziehen; es handelt sich jedenfalls immer um ein Nachsaugen des Wassers, mit oder ohne Einschaltung besonderer Leitbahnen. Die Mitwirkung dieser letzteren ist unter den in der welkenden Pflanze bestehenden Bedingungen nicht unbedingt zu fordern, doch kann dieser komplizierende Faktor auch nicht ganz ausgeschaltet werden.

Betrachten wir nun eine im feuchten Boden wurzelnde, transpirierende Pflanze, so wird in ihr voraussichtlich nie der maximale Turgeszenzzustand erreicht sein. Trotzdem wird, solange eine osmotische Potentialdifferenz benachbarter Zellen besteht, bis zum Ausgleich der Konzentration ein Wasserstrom in umgekehrter Richtung unterhalten. Wird in einer Zelle die Menge der gelösten Substanz erhöht, so wird das Gleichgewicht gestört. Doch wird schließlich dem Einstrom des Wassers der wachsende Gegendruck der Zellhaut Halt gebieten, so daß das osmotische Übergewicht gewisser Zellkomplexe nur dann eine Wasserbewegung verursachen wird, wenn keine Sättigung erreicht ist. Dieser Fall wird beim Welken besonders in Betracht kommen.

Sind in ein osmotisches Gefälle Komplexe gesättigter Zellen eingeschaltet, so werden diese an der Wasserbewegung von Stellen niedriger zu denen höherer Konzentration nichts ändern, und auch ihre absolute osmotische Energie wird nicht in Betracht kommen. Denken wir uns der Einfachheit halber eine Zelle auf der einen Seite mit reinem Wasser, auf der anderen mit einer Salzlösung in Berührung, so wird sie von der einen Seite sich zu sättigen bestrebt sein, von der anderen wird aber das Gleichgewicht beständig gestört, da dort ein geringerer Konzentrationsunterschied besteht, infolgedessen wird ein Wasserstrom durch die Zelle unterhalten. Der Fall trifft für die in feuchtem Boden befindlichen Wurzeln zu, überhaupt immer dann, wenn für genügende Wasserzufuhr gesorgt ist.

Lassen wir nun eine abgeschnittene Pflanze an der Luft liegen, so werden die oberflächlichen Zellen zunächst Wasser verlieren, sie werden daher den Nachbarzellen welches entreißen und diese wieder den ihren, die selbst nicht transpirieren. Doch wird das Nachsaugen des Wassers im Verlauf des Welkens beständig schwerer werden und schließlich nur da noch wirksam sein, wo der osmotische Druck den der wasserliefernden Komplexe beträchtlich übersteigt. Um einen Wasserverlust des Zellsaftes bis zu der für das Ansaugen nötigen molekularen Konzentration, der mit einem Verlust des Turgors verknüpft wäre, unnötig zu machen, muß infolgedessen von vornherein ein osmotisches Gefälle von den aussaugenden nach den auszusaugenden Geweben bestehen oder in der welkenden Pflanze erzeugt werden.

Eine Untersuchung der osmotischen Differenzen in der Pflanze sollte daher zeigen, ob sie ihrer Lokalisation nach für die Erklärung des Wassertransportes ausreichen. Falls die Potentialdifferenz in der erwarteten Richtung normalerweise vorhanden war, so fragte es sich weiter, ob sie beim Welken erhalten bleibt oder in irgend welcher Richtung abweicht. War sie im statischen Zustand nicht vorhanden, so konnte sie immer noch beim Welken auftreten.

Die erste Aufgabe war somit, die normalen osmotischen Verhältnisse klarzulegen. Ferner mußte ich die Umstände studieren, die sie zu verschieben imstande sind, und auf dieser Grundlage konnten dann die Vorgänge in der welkenden Pflanze untersucht und auf ihre physikalischen und physiologischen Ursachen zurückgeführt werden.

II. Die normalen osmotischen Verhältnisse.

Die Angaben über die osmotischen Verhältnisse in der normal mit Wasser versorgten Pflanze, die in der Literatur zu finden sind, verdanken ihre Entstehung meistenteils den von Sachs angeregten Untersuchungen über die Mechanik des Wachstums und ihre Beziehung zur Turgordehnung der Zellwand [1]).

---

1) De Vries, Die mechanischen Ursachen der Zellstreckung 1877 und Analyse der Turgorkraft. Jahrb. 1884, Bd. 20. — Wortmann, Beiträge zur Physiologie des Wachstums. Bot. Zeit. 1889. — Schwendener und Krabbe, Beziehungen zwischen dem Maß der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe. Jahrb. 1892, Bd. 28. — Reinhardt, Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachtums der Zellmembran. Festschrift für Schwendener, Berlin 1899.

Die für mich wichtigen Angaben prüfte ich nach, um eine sichere Basis für die weiteren Untersuchungen zu gewinnen, da sich der Turgordruck auch in der als normal zu betrachtenden Pflanze als ziemlich beeinflußbar und innerhalb gewisser Grenzen veränderlich erwies. Dabei blieben überall die allerjüngsten Teile am Vegetationspunkt unberücksichtigt, da sich von ihnen weder die genügende Anzahl Schnitte gewinnen, noch sie sich plasmolysieren lassen, weil sie in der Salzlösung schnell absterben. Ich verglich stets in Streckung begriffene mit ausgewachsenen Teilen und zwar, wo nicht ausdrücklich anders bemerkt, entsprechende Organe, also junge mit alten Blättern, junge mit alten Internodien, und in diesen wieder die entsprechenden parenchymatösen Gewebe. Letzteres deshalb, weil nebeneinander befindliche Zellen, die verschiedenen Geweben angehören oder in einheitlichen Geweben verstreute Idioblasten oft beträchtlich abweichende Werte ergeben. Welche Zellen und Gewebe zum Vergleich geeignet sind, bei welchen also der Normalturgor und die Abweichungen durch äußere Einflüsse am schärfsten geregelt sind, das läßt sich nicht allgemein, sondern nur von Fall zu Fall entscheiden, wobei große Sorgfalt und häufige Nachprüfung erforderlich ist. Daher werden meine Zahlenangaben vielleicht nicht so zahlreich sein als man erwarten könnte, doch ist jede das Ergebnis mehrerer Messungen und genau auf ihre Richtigkeit geprüft.

Zur Messung der Turgordrucke benutzte ich die plasmolytische Methode. Längsschnitte aus den zu untersuchenden Organen wurden in Stöpselgläschen von ca. 20 ccm Inhalt gebracht, in denen sich die entsprechende Vergleichslösung befand. Unter der Luftpumpe wurde dann die die Beobachtung störende Luft ausgetrieben, wodurch auch ein schnelleres Eindringen der plasmolysierenden Salpeterlösung gewonnen wurde. Ich stellte meine plasmolytischen Lösungen durch volumetrische Verdünnung einer Salpeternormallösung her, die 101 g KNO_3 auf 1000 ccm Lösung enthielt und gebe alle osmotischen Werte in Prozenten dieser Normallösung. Meine Zahlen geben daher die Drucke in hundertstel Normallösung (angenähert in Promille) oder $^1/_{10}$ is nach Pantanelli[1]). Die Lösungen, die ich anwandte, differierten meist um 2 % meiner Salpeternormallösung, da nach meinen Erfahrungen wegen zu großer individueller Schwankungen eine größere Genauigkeit mit der plasmolytischen Methode nicht zu erreichen war.

---

1) Pantanelli, Turgorregulation bei Schimmelpilzen, Jahrb. 1904, Bd. 40, p. 306.

auftritt, damit das im Reserveorgan gespeicherte den jungen Trieben zufließt. Es macht sich hier die osmotische Regulation besonders deutlich bemerkbar. Wächst z. B. eine rote Rübe bei gleichzeitiger Wasserzufuhr aus, so tritt in die sich entwickelnden Blätter stets nur so viel von dem gespeicherten Rohrzucker, wie zum Verbrauch im Wachstum, in der Atmung und zur Erzielung des Normalturgors nötig ist. Dabei sinkt langsam der osmotische Druck in der Rübe. Sobald jedoch die Wasserzufuhr aufhört und die wachsenden Teile gezwungen sind, ihr Wasser ebenso wie die Nährstoffe dem durch die Rübe dargestellten Speicher zu entreißen, entsteht in ihnen so viel mehr osmotisch wirksame Substanz, daß eine Potentialdifferenz erzeugt wird. Die wasseranziehenden Stoffe sind zum Teil Zucker, zum Teil entstehen sie daraus, indem der gespeicherte Rohrzucker zum Zwecke des Transportes erst invertiert wird. Wäre es nur der Rohrzucker selbst, so müßten wir einen Transport seiner Molekeln nach Stellen höherer Konzentration annehmen, was nur mit Energieaufwand unter aktiver Betätigung des Protoplasmas möglich wäre. Zu einer solchen Annahme liegt aber kein Grund vor. Bedenken wir, daß Rohrzucker nach der Invertierung schon die doppelte osmotische Energie entwickelt und durch weitere Verwandlung der entstehenden Glukose und Fruktose, etwa in organische Säuren, von neuem, und zwar beträchtlich an Energie gewinnt (indem z. B. ein Molekül Glukose im günstigsten Falle drei Moleküle Oxalsäure liefern kann)[1], so sehen wir, da organische Säuren und deren Salze meist über die Hälfte der Turgorkraft liefern, daß die Pflanze es in der Gewalt hat, ihren Turgor, wo es nötig ist, beträchtlich zu erhöhen.

D. Zusammenfassung und Schluß.

Überschauen wir zum Schluß noch einmal die gefundenen Resultate, indem wir einige allgemeine Erörterungen einflechten. In dem, den äußeren Erscheinungen beim Welken gewidmeten ersten Teil haben wir gefunden, daß bei fast allen beobachteten Pflanzen unter Umständen eine Bevorzugung der jungen Teile eintritt. Diese zeigt sich darin, daß ein Teil des Wassers aus den alten Blättern und Sproßgliedern in sie übertritt, wodurch sie länger vor Vertrocknen geschützt sind und sich selbst weiter entwickeln

1) De Vries, l. c., p. 582.

Bei ausgewachsenen Blättern von

$5-5\frac{1}{2}$ cm Länge . . . 18—20 %,
bei jungen von 3 „ „ . . . 24—26 „
„ „ „ $2-2\frac{1}{2}$ „ „ . . . 30 „
„ „ „ $1-1\frac{1}{2}$ „ „ . . . 38 „.

Ferner war der plasmolytische Grenzwert bei jungen Keimlingen von *Lupinus albus* (im Winter)

im Hypokotyl . . . . 20 %,
im kurzen Epikotyl . . . . 24—26 „;

in Internodien von *Vicia Faba* (im Sommer)

bei den untersten . . . . 20—22 %,
„ „ obersten . . . . 28—30 „;

bei Keimlingen von *Helianthus annuus* (im Winter)

im Hypokotyl . . . . 18—20 %,
im Epikotyl . . . . 26 „;

bei frisch aus dem feuchten Gewächshaus geholten Sprossen von *Tradescantia fluminensis* (im Winter)

in den obersten Internodien . . . . . . 22—24 %,
„ „ untersten „ . . . . . . 10—12 „;

bei *Sempervivum Braunii* stieg der Turgordruck von den äußersten Rosettenblättern von $3-3\frac{1}{2}$ cm Länge, wo er etwa 20—22 % betrug, zu den innersten von 0,6—1 cm Länge, wo er 30—32 % erreichte.

In allen diesen Fällen zeigte sich, wie man aus den angeführten Daten sieht, daß der Turgordruck von der Basis nach der wachsenden Spitze hin zunimmt. Doch fand ich auch Pflanzen, bei denen sich keine Differenzen nachweisen ließen, sei es, daß wirklich gar keine vorhanden waren, oder daß sie zu klein waren, um mit meiner Methode nachgewiesen zu werden. So verhielten sich mehrere stark fleischige Sukkulenten, die in mehrfacher Hinsicht Abweichungen von den im übrigen gefundenen Regeln ergaben, zB. *Cotyledon gibbiflora* und *Rochea falcata*.

Ferner bildete eine Ausnahme von der gefundenen Regel *Phaseolus vulgaris*, bei dem sogar sehr häufig das umgekehrte Verhalten zutrifft. Die plasmolytischen Grenzwerte schwanken stark, doch waren sie durchschnittlich nach meinen Bestimmungen

an der Basis . . . 26 %,
„ „ Spitze . . . 22 %.

Stange[1]) fand für eine in salpeterhaltigem Boden gewachsene Kultur

an der Basis . . . 0,60,
„ „ Spitze . . . 0,55 aequ.

Es gelang mir auch bei dieser Pflanze nie ein Aussaugen der alten Blätter herbeizuführen, im Gegenteil vertrocknete der oberste Teil bis zum ersten ausgebildeten Blattpaare sehr schnell.

Meistens aber war ein Steigen des Turgordruckes von der Basis nach der Zone der Zellstreckung hin deutlich zu beobachten, sodaß also schon unter normalen Verhältnissen die Bedingungen für einen osmotischen Wassertransport nach der wachsenden Spitze vorhanden waren. Daraus aber ging noch nicht das Verhalten beim Welken hervor, es konnten durch Veränderung der Bedingungen, durch so gewaltsame Eingriffe, wie sie das Abschneiden und Welkenlassen sind, die osmotischen Kräfte möglicherweise in jeder Richtung verschoben werden. Daher konnte nur eine genaue Untersuchung der Verhältnisse, die einen Einfluß auf den Turgor haben können, lehren, wie weit die Turgordrucke überhaupt konstante Größen darstellen und wie weit daher die gewonnenen Resultate über die normalen osmotischen Verhältnisse maßgebend für die Wasserbewegung in der welkenden Pflanze sind.

Außerdem mußte eine solche Voruntersuchung der Abhängigkeit der Turgorhöhe von äußeren Bedingungen lehren, auf welche Fehlerquellen besonders zu achten war, und wie der Vorgang einer Veränderung der Turgordrucke im allgemeinen zu deuten ist.

III. Abhängigkeit der Turgorhöhe von äußeren Einflüssen.

Bei Gewinnung der mitgeteilten Daten über die „normalen“ Turgorverhältnisse zeigte sich schon eine gewisse Abhängigkeit von äußeren Umständen. Diese mußten daher sorgfältig berücksichtigt werden, um nicht die Quelle zahlreicher Fehler zu werden. Hierzu ist die Literatur weit umfangreicher als zu den statischen Verhältnissen. Es handelt sich in der Hauptsache um den Einfluß von 1. Beleuchtung, 2. Wärme, 3. Substratkonzentration und 4. um mechanische Eingriffe. Suchen wir nach einem Leitfaden, der uns durch das Gewirr der verschiedenen, eine Verschiebung

1) Stange, Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen. Botan. Ztg. 1892, p. 298.

des Turgorwertes bewirkenden Anstöße führen soll, so bietet sich die von Pfeffer[1]) angedeutete, von Copeland[2]) ausgeführte Vermutung dar, nach der die Veränderungen des osmotischen Druckes mit der Geschwindigkeit des Längenwachstums zusammenhängen sollen, indem Hemmung des Wachstums mit Turgorerhöhung, Beschleunigung mit Depression verknüpft wäre. Es ließe sich das so erklären, daß bei einer Sistierung des Wachstums die Produktion osmotisch wirksamer Substanz weiter ginge, während der Verbrauch und die Verteilung auf ein größeres Volumen verhindert ist. Danach müßte jede Wachstumshemmung, falls nicht sofortige Regulation durch Einschränkung der Produktion an osmotischen Stoffen eintritt, eine Erhöhung des Turgordruckes herbeiführen. Wie man sieht, mußte ich in diesen Satz schon eine Einschränkung einführen. Es handelt sich eben darum, in wieweit bei Verzögerung des Wachstums Regulation in der Stoffproduktion eintritt und in wieweit ihr Ausbleiben entweder teleologisch deutbar oder offenbar zwecklose, wenn auch vielleicht unschädliche Nebenreaktion ist. Diese Bestimmung ist für unsere Frage von Bedeutung; denn sie wirft ein Licht darauf, was an den bei mangelnder Wasserzufuhr beobachteten Turgorerscheinungen auf einen Endzweck hinweist und was zwar kausal begründete, sonst aber nicht bedeutsame Folge der durch die Trockenheit gegebenen Wachstumsbedingungen ist.

Für die innere Verknüpfung von Wachstumsgeschwindigkeit und Turgorhöhe (ohne daß ich zunächst über den näheren kausalen Zusammenhang etwas sagen möchte, was Ursache und was unmittelbare Wirkung ist) scheint mir zu sprechen, daß die verschiedensten Einflüsse, die eine Verzögerung resp. Beschleunigung des Wachstums verursachen, auch eine Turgorsteigerung resp. Depression zur Folge haben.

1. Was den Einfluß der Beleuchtung betrifft, so ist bekannt, daß etiolierte Sprosse einen etwas niedrigeren Turgor haben, als am Licht gewachsene[3]). Aber nicht nur völlige Dunkelheit wirkt in dem angegebenen Sinne; sondern auch im Winter, im geheizten Gewächshaus gezogene Pflanzen wiesen niedrigere Turgordrucke auf als gut beleuchtete, im Sommer gewachsene.

1) Pfeffer, Energetik 1892, p. 228.

2) Copeland, Über den Einfluß von Licht und Temperatur auf den Turgor, Haller Dissert. 1896, p. 22 u. 25.

3) De Vries, Analyse der Turgorkraft, Jahrb. 1884, Bd. 20, p. 11. — Copeland, l. c., p. 39.

		Winter	Sommer
Cucurbita Pepo	Hypokotyl	20 %	24—26 %
Lupinus albus	"	20 %	24 %
Rochea falcata	i. d. Blättern	14—16 %	20—22 %
Cotyledon gibbiflora	"	18 %	22 %

Das Etiolement ist ja keine scharf umschriebene Erscheinung, es geht vielmehr durch alle Abstufungen in die normale Wachstumsweise über. Tritt der entgegengesetzte Einfluß, intensive Beleuchtung, ein, so bildet sich der Habitus heraus, der die typische Hochgebirgspflanze auszeichnet: Gestauchte Internodien, dicke Blätter, große Blüten, ein Gegenstück zu dem Aussehen etiolierter Pflanzen. Daß das Licht als Reiz unmittelbar auf den Turgor wirkt, ist nicht wahrscheinlich. Dagegen kann die Anregung oder Verhinderung der Transpiration und Assimilation zu der Beeinflussung des Wachstums in seiner Wirkung auf die Turgorhöhe hinzukommen.

2. Über die Beziehungen zwischen Turgor und Wärme existieren mehrere Arbeiten[1]). Die wichtigste Angabe aber befindet sich bei Pfeffer[2]), auf die dann Copeland[3]) seine umfassenderen Untersuchungen gestützt hat. Danach hat sowohl ultramaximale als inframinimale Temperatur eine Turgorerhöhung im Gefolge, d. h. bei den Temperaturen, wo das Wachstum gehemmt ist, tritt auch eine Steigerung des osmotischen Druckes auf. Wie sich der Turgor in dem zwischen Minimum und Optimum liegenden Gebiet verhält, bleibt noch zu untersuchen.

3. Erhöhung der osmotischen Energie des Substrates erzeugt ebenfalls neben einer Retardation des Wachstums eine Turgorsteigerung[4]), wie durch zahlreiche Arbeiten festgestellt ist. In welchem kausalen Verhältnis Erschwerung der Wasseraufnahme,

1) Krabbe, Über den Einfluß der Temperatur auf die osmotischen Prozesse lebender Zellen, Jahrb. 1896, Bd. 32. — Rysselberghe, Influence de la Température sur la Perméabilité du Protoplasma. Bull. de l'Ac. d. Belg. 1899 u. 1901.

2) Pfeffer, Druck und Arbeitsleistung 1893, p. 304.

3) Copeland, l. c.

4) Eschenhagen, Einfluß der Lösungen verschiedener Konzentration auf Schimmelpilze, Leipzig, Dissert. 1889. — Stange, Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen, Botan. Zeit. 1892, p. 253. — Mayenburg, Lösungskonzentration und Turgorregulierung bei den Schimmelpilzen, Jahrb. 1901, Bd. 37. — Pantanelli, Turgorregulation bei Schimmelpilzen, Jahrb. 1904, Bd 40. — Swellengrebel, Über Plasmolyse und Turgorregulation der Preßhefe, Bakter. Zentralbl. 1905, p. 374.

Erhöhung des Turgors und Verzögerung des Wachstums stehen, ist hier besonders schwer zu sagen, jedenfalls wieder Verknüpfung der letzten beiden Faktoren.

4. Ferner gehören hierher die Turgorerhöhungen durch mechanische Eingriffe, die Pfeffer durch Eingipsen wachsender Organe[1]) und durch Verhinderung der geotropischen Aufrichtung[2]), Hegler durch Zug in der Längsrichtung[3]) erzielten; denn in diesen Fällen trat auch eine Verzögerung des Wachstums ein.

Copeland gibt zur Bekräftigung der aus seinen Experimenten gefolgerten Theorie nur eine Wiederholung der Pfefferschen Gipsversuche. Ohne seinen Schlußfolgerungen ganz beizustimmen, kann ich doch nicht umhin, in einigen meiner Erfahrungen Belege wenigstens für einen gewissen Zusammenhang zwischen Wachstumsschnelligkeit und Turgorhöhe zu sehen.

1. Verhinderung des Wachstums durch Giftwirkung lag offenbar vor, wenn Keimlinge, die ich in Wasser zog, das aus einer Kupferblase destilliert worden war, bedeutend hinter Vergleichsexemplaren in Leitungswasser zurückblieben. Ursprünglich hatte ich den Versuch, da ich von dem analytisch nicht nachweisbaren Kupfergehalt nichts wußte, zu einem andern Zweck angestellt, doch lieferte er mir schließlich einen erwünschten Beitrag zur Bestätigung des erwähnten Zusammenhanges, denn *Cucurbita*-Keimlinge, die durch die Giftwirkung im Wachstum gehindert wurden, zeigten im Hypokotyl höhere Turgorwerte als gleich alte ohne Gift gezogene. Ganz besonders wurden die Wurzeln durch die geringen Spuren Kupfer gestört, offenbar weil ihre Zellen es unmittelbar aufnahmen, während die des Sprosses nur sekundär geschädigt wurden. Gerade deshalb aber beschränkte sich meine Untersuchung auf die Hypokotyle:

Cucurbita Pepo (13.—21. Juli)

	Länge des Hypokotyls	Turgor unten	Turgor oben
— etioliert —			
Leitungswasser	36 cm	12 %	18 %
Destilliertes Wasser . .	6 cm	20 %	24 %
— am Licht —			
Leitungswasser	11 cm	18 %	20 %
Destilliertes Wasser . .	5 cm	22 %	26 %

1) Pfeffer, Druck und Arbeitsleistung 1893, p. 292.
2) Ebenda p. 388.
3) Hegler, Über den Einfluß des mechanischen Zuges auf das Wachstum der Pflanzen, Cohn's Beiträge 1893, p. 411.

weiter gehen und annehmen, daß die beiden durch die verschiedensten Einflüsse gleichzeitig hervorgebrachten Wirkungen wieder ihrerseits im Zusammenhang von Ursache und Folge stehen, indem die mit der Wachstumhemmung verknüpfte Verminderung der Volumzunahme zu einer Anhäufung der in derselben Menge weiter produzierten osmotischen Substanz führte. Diese Erklärungsweise ist auch vorläufig und für gewisse Zwecke recht brauchbar, nur erscheint sie mir in der Form, wie sie Copeland ausgesprochen hat, zu grob mechanisch. Man muß ihr entgegenhalten, daß sie ziemlich heterogene Dinge zusammenbringt. Denn offenbar ist die mechanische Wachstumshemmung physiologisch etwas anderes als die übrigen Erscheinungen, bei denen das Wachstum der Zellen durch irgend welche „inneren" Ursachen gestört wird. In dem ersten Falle ist es klar, daß die Störung des Wachstums das primäre ist, und daß sie sekundär entweder durch Reizwirkung oder nach Copelands Annahme durch Anhäufung die Turgorsteigerung verursacht. Im andern Falle aber wissen wir nicht, was die unmittelbare Ursache der Verzögerung des Wachstums ist, es könnte sogar, wie Hegler annimmt, eben die durch äußere Reize bewirkte Turgorsteigerung sein.

Reguliert muß ja die Produktion osmotisch wirksamer Substanz stets werden[1]). Auch wenn eine äußere Wachstumshemmung mit einem Steigen des Turgordruckes verknüpft ist, geht dieses nicht beständig weiter, sondern erlangt allmählich sein Maximum. Dieses kann bei verschiedenen Pflanzen sowohl in der Höhe, als auch in der Zeit, die zu seiner Erreichung nötig ist, beträchtlich differieren. Differenzen in der Regulationsfähigkeit und verschiedene Lage des Maximums zeigen auch die Versuche Copeland's. Auch fand Pfeffer[2]), daß bei gewissen Pflanzen die mechanische Hemmung des Wachstums oder der geotropischen Krümmung keine Turgorschwellung verursacht, daß also dort die Produktion osmotisch wirksamer Substanz sofort eingestellt wird. Wir können uns mithin denken, daß die in Copelands Versuchen wahrscheinlich zwecklosen, eine Nebenwirkung darstellenden Turgorsteigerungen in andern Fällen in den Dienst gewisser Verrichtungen, wie mechanischer Druck, Herbeischaffung von Wasser, gestellt werden, in wieder anderen aber gänzlich wegfallen. Genau können wir die

1) Pfeffer, Druck und Arbeitsleistung 1893, p. 303.

2) Ebenda, p. 292 u. 388.

Zusammenhänge allerdings noch nicht durchschauen. Daß eine Turgorsteigerung unterbleibt, habe auch ich in einzelnen Fällen beobachtet, und zwar bei solchen Pflanzen, die stets langsam wachsen, und bei denen an eine Wasseraufnahme aus dem Boden in der trockenen Jahreszeit doch nicht zu denken ist, die auch genügend mit gespeichertem Wasser versehen sind, um sie zu überstehen.

Wie ich oben zeigte, weisen Pflanzen, die von Anfang an trocken kultiviert werden, höhere plasmolytische Werte auf, als feuchter gehaltene. Es konnte auch durch noch größere Wasserentbehrungen ein weiteres Steigen des Turgors veranlaßt werden. Doch gehört das schon zu den Erscheinungen beim Welken, denen der nächste Abschnitt gewidmet ist.

Eine Zeitlang machte ich auch Versuche, in denen die Wasserversorgung von Keimlingen genau kontrolliert wurde, um zahlenmäßig schärfer präzisierte Angaben über das Verhältnis von Wasserversorgung und Turgorhöhe zu gewinnen. Ich trocknete die Erde bei 18° im Zimmer und fügte das Wasser in entsprechender Menge nach Gewicht hinzu. Täglich wurden dann die Töpfe auf der Transpirationswage durch Hinzufügung von Wasser auf das Anfangsgewicht gebracht. Doch ergaben diese Versuche nichts neues, da die individuellen Schwankungen zu stark waren, als daß feinere Ausschläge hätten nachgewiesen werden können. Nur wo die Unterschiede so groß wurden, daß deutlich die weniger gegossenen Pflanzen im Wachstum gegen die feuchteren zurückblieben, zeigten sich auch Turgordifferenzen. Diese gröberen Stufen waren aber durch bloßes Abschätzen der Wasserrationen ebensogut zu erreichen. Es folgen die innerhalb verhältnismäßig enger Grenzen verschiebbaren Turgordrucke nicht mit solcher Feinheit den Differenzen in der Bodenfeuchtigkeit. Deshalb gab ich die Versuche bald auf, will aber doch einige von den erhaltenen Zahlen hersetzen, um einen Begriff von dem zahlenmäßigen Verhältnis von Wassergehalt und Turgorhöhe zu geben.

Wassergehalt des Bodens	10 %		20 %	
	Länge	Turgor	Länge	Turgor
Helianthus annuus	12 cm	24 %	12 cm	20 %
Pisum sativum	10½ cm	24 %	15 cm	20 %

Da es beim Austrocknen des Bodens zunächst die Wurzeln sind, die davon betroffen werden, und die so lange als möglich dafür zu sorgen haben, daß Wasser aufgenommen wird, suchte ich einige Daten über deren Verhalten bei erschwerter Wasseraufnahme zu bekommen. Bei in Erde gewachsenen Wurzeln waren die feinen Wurzelspitzen, auf die es mir vor allem ankam, nicht zu verwenden. Ich mußte mich also mit feuchter Luft und Salzlösungen als Medien begnügen. Da zeigte sich denn, daß Wurzeln, die an aufgehängten Sprossen in feuchter Luft gewachsen waren, höhere Turgorwerte zeigten, als solche aus Wasser und etwa solchen aus einprozentiger Salpeterlösung entsprachen:

Tradescantia fluminensis.

	Untere Internodien	Obere Internodien	Wurzelspitzen
Wasser	6—10 %	14 %	20 %
½ % KNO_3	16 %	24 %	24 %
1 % KNO_3	26 %	32 %	28 %
Feuchte Luft . . .	10 %	16 %	28 %

Daß hierbei nicht die feuchte Luft oder der Mangel an tropfbar flüssigem Wasser auf die Wurzeln unmittelbar als Reiz wirkte, zeigte sich bei in die Luft getriebenen Wurzeln von Sprossen, die unten Wasser aufnehmen konnten, indem diese keinen höheren Turgorwert aufwiesen als unmittelbar im Wasser gewachsene. Sie hatten 20 % wie diese.

Dasselbe war bei *Cucurbita* der Fall:

Wurzeln in Wasser . . . . . . 24 %,
in feuchter Luft . . . . 36 %,
Sprosse unten in Wasser, Wurzeln
in Luft, letztere . . . . . . 26 %.

Was die Erhöhung des Turgors verursacht, ist mithin der Mangel an Wasser als solcher, nicht die Transpirationsgröße.

Da ich bei den später beschriebenen Versuchen, um ein Auswachsen von Achselknospen zu veranlassen, öfters die zu verwendenden Sprosse köpfte, mußte auch untersucht werden, ob nicht solche Verwundung und plötzliches Abschneiden des Saftstromes eine Veränderung des Turgors verursache. Das war nicht der Fall. Beim Dekapitieren junger Keimlinge über den Kotyledonen kann der Turgor allerdings ein wenig steigen, aber nur, wenn jede

frisch auswachsende Knospe sofort entfernt wird. Schneidet man auch die Kotyledonen ab, so geht das Hypokotyl sehr bald zugrunde. Der Erfolg war wenig ermutigend für ein weiteres Eingehen, Fehler konnten aus dieser Quelle nicht entspringen.

Ich habe nun wohl alle Verhältnisse erledigt, die unter den Versuchsbedingungen möglicherweise einen Einfluß auf die Höhe des Turgordruckes haben können, und die daher berücksichtigt werden mußten und kann zur Behandlung des Hauptpunktes, den osmotischen Verhältnissen beim Wassertransport in welkenden Pflanzen übergehen.

IV. Turgorverhältnisse in welkenden Sprossen.

Wie ich oben hervorgehoben habe, sind in den meisten Pflanzen schon im normalen Zustande die Bedingungen für eine die jungen Teile begünstigende Wasserbewegung gegeben. Zwei Faktoren sind es, die dahin wirken. Einmal die durch geringere Transpiration bewahrte Wasserfülle der älteren Blätter, dann die stärkere osmotische Saugkraft der jüngeren Teile, der Gipfelknospe vor allem und der Seitentriebe. Wiesner[1]) hat versucht, die korrelative Beeinflussung von Knospen und Tragblättern, sowie von Gipfel- und Seitenknospen auf ihre Wasserversorgung, auf eine „Absaugung des Saftes“ durch die sich entwickelnden Teile zurückzuführen. Sicher sind da noch andere Faktoren im Spiel[2]). Doch ist in den von mir untersuchten Fällen an der wichtigen Rolle, die die Wasserversorgung spielt, nicht zu zweifeln. Denn woher sollte die austreibende Knospe einer trocken aufgehängten Sukkulente ihr Wasser nehmen, als aus den gleichzeitig schrumpfenden Blättern? Und wenn wir sehen, daß nach Abschneiden des Gipfels ein oder mehrere Seitentriebe hervorkommen, so ist eben das Wasser in diese geströmt. Doch kann ich der Wiesnerschen Ansicht nicht beistimmen, daß die Wasserversorgung das Primäre, das Austreiben oder Stillstehen der Knospen die mechanische Folge ist. Daß wir eine innere Reizverkettung vor uns haben, wenn an einem dekapitierten Sproß die Seitenknospen sich entwickeln, dafür spricht z. B. die Analogie mit dem Ersatz der entfernten Wurzelspitze durch eine geotropisch umgestimmte Nebenwurzel. Die Wasserverteilung

1) Wiesner, Der absteigende Saftstrom und dessen physiologische Bedeutung, Botan. Zeit. 1889.

2) Goebel, Organographie der Pflanzen 1898—1901, p 179.

wäre dann erst die sekundäre Folge der durch das Austreiben gegebenen physikalischen Bedingungen. Solange wir nichts besseres wissen und uns doch nicht auf die Konstatierung der Tatsache beschränken wollen, sind hier nur teleologische Deutungen am Platze. Besonders auch, da die mechanische Erklärung Wiesners schon dadurch widerlegt wird, daß die stärkere Transpiration der älteren Blätter, die er als Beweismittel heranzieht, nach meinen Untersuchungen nicht vorhanden ist, wenigstens wenn wir den Wasserverlust auf gleiches Volumen berechnen, was für diesen Fall, da es auf das Verhältnis der Transpiration zum Wassergehalt ankommt, das allein richtige ist.

Die Ursache also des Austreibens kann ich in der Wasserbewegung nicht sehen; wohl aber seine Folge. Die mechanischen Ursachen aller dieser Korrelationen bleiben uns verschlossen, Ernährungsbedingungen, allgemeiner ausgedrückt, reichen zur Erklärung nicht aus[1]). Wir können mithin nur sagen, daß das Dekapitieren als Reiz auf die Seitenknospen wirkt, der sie zur Entwicklung treibt, und daß gleichzeitig durch Produktion osmotisch wirksamer Substanz die dazu unentbehrliche Wasserbewegung eingeleitet wird. Über die Art des Reizes und die kausale Verkettung der Einzelerscheinungen können wir noch nichts Bestimmtes aussagen.

Ich beschränke mich daher auf die Konstatierung der Tatsache, daß an den Stellen, wohin das Wasser in abgeschnittenen Sprossen gezogen wird, eine Anhäufung osmotisch wirksamer Substanz über das Durchschnittsniveau stattfindet.

Überall, wo ich das Turgeszentbleiben der jungen Teile einer welkenden Pflanze beobachtete, war eine den Wassertransport ermöglichende Potentialdifferenz vorhanden. Nur in einem einzigen Falle *(Phaseolus)* fand ich eine solche nicht[2]), dort aber war auch kein Déplacement, wenigstens nicht in der gewöhnlichen Richtung, zu beobachten. Daher gibt gerade diese Ausnahme eines der besten Argumente dafür, daß das Zusammentreffen beider, in meinen Schlußfolgerungen kausal verknüpfter Erscheinungen nicht zufällig ist. Das osmotische Gefälle in der welkenden Pflanze ist zwar nicht direkt meßbar an dem Abfall der plasmolytischen Werte von den aussaugenden nach den ausgesogenen Teilen; doch konnte nach

---

1) Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1904, p. 409.

2) Vgl. p. 111.

Feststellung der Bedingungen auf sein Vorhandensein oder auf die Möglichkeit seiner Entstehung geschlossen werden. Auch wo von vornherein keine oder eine sehr geringe osmotische Differenz vorhanden ist, kann bei gutem Transpirationsschutz und hinreichender Wasserfülle der alten Blätter ein Déplacement eingeleitet werden[1]).

Theoretisch ist es auch möglich, daß Zellen mit von vornherein niedrigerem Turgordruck solchen mit höherem Wasser entreißen, sobald erstere durch stärkereren Wasserverlust einen höheren osmotischen Wert erreichen. Denn was wir als Turgordruck bezeichnen und plasmolytisch messen, ist allein die osmotische Konzentration des Zellsaftes in dem Augenblick, wo die Zellwand gerade entspannt ist. Durch stärkere Verdunstung kann aber ganz gut ein höherer Gehalt erreicht werden, und wenn die alten Teile indessen wenig oder gar kein Wasser verloren haben, kann ihnen welches entrissen werden. Dieser Fall kommt aller Wahrscheinlichkeit nach in der Natur hier und da verwirklicht vor, hat aber keine ökologische Bedeutung, da nach einem Wasserverlust, der ein irgendwie beträchtliches osmotisches Gefälle zu nichte macht, der Turgor in den Organen schon so stark abgenommen haben muß, daß sie ohne erneute Wasserzufuhr nicht mehr zu retten sein werden.

Ähnlich mögen die Bedingungen bei einer von Wiesner[2]) konstatierten Erscheinung liegen. Er fand, daß die alten Blätter den in Wasser getauchten Sproßgipfel aussaugten, und zwar in solchem Grade, daß er welkte. Erst wenn die älteren Blätter infolge der auf diese Weise unzureichenden Wasserzufuhr abgetrocknet waren, wurde der Gipfel wieder turgeszent, indem nun das durch die Epidermis aufgenommene Wasser ganz ihm selbst zugute kam. Das Experiment ist nach meinen früheren Ausführungen verständlich. In den eingetauchten Teilen erhielt sich die Konzentration des Zellsaftes konstant, in den älteren stieg sie über die Höhe jener. Folglich strömte das Wasser in basipetaler Richtung; da es durch die Epidermis nicht schnell genug aufgenommen werden konnte, trat Welken ein. Ich sah dasselbe, wenn ich Sproßgipfel in den dampfgesättigten Raum einführte. Von einem absteigenden Saftstrom[3]) zu sprechen, und in diesem

1) Vgl. p. 106.

2) Wiesner, Studien über das Welken von Blüten und Laubsprossen. Sitzungsbericht der Wiener Akademie 1882.

3) Wiesner, Der absteigende Saftstrom, Botan. Zeit. 1889.

eine eigentümliche, stets vorhandene Wasserbewegung neben der bekannten in akropetaler Richtung zu sehen, ist wohl überflüssig. Daß die Wasserbewegung auch in inverser Richtung vor sich gehen kann, ist eine seit Hales' Untersuchungen[1]) bekannte Tatsache.

Ein für genügenden Wassertransport ausreichendes osmotisches Gefälle kann nach den obigen Erwägungen in den meisten Pflanzen aber nur dann zustande kommen, wenn entweder von vornherein die Turgorenergie nach den jungen Teilen zu wächst oder bei Wassermangel eine solche Differenz auf irgend eine Weise erzeugt wird[2]). Das kann entweder durch Transport gelöster Stoffe oder durch Erhöhung der molekularen Konzentration an Ort und Stelle geschehen. Wäre das erste der Fall, so müßte der Turgordruck in den alten Blättern fallen, während er in den jungen zunähme. Nun war das bisher erzielte Hauptresultat, daß eine Turgordifferenz immer schon am Beginn des Versuches, vor dem Welken vorhanden war. In zahlreichen Fällen verschoben sich dann als Folge des Wassermangels wohl die absoluten Werte nach oben zu, doch wurde das Gefälle nicht vergrößert. In andern, und das bei fast allen Sukkulenten, blieb der Turgordruck in den ausgesogenen Teilen bis zum Absterben fast konstant, während er in den aussaugenden stieg.

Daraus geht schon hervor, daß da, wo eine Erhöhung des osmotischen Druckes eintrat, dies eine lokale, in der einzelnen Zelle vor sich gehende Erscheinung war. Auf welchen chemischen Umsetzungen sie beruhte, darüber ließe sich nur durch geeignete chemisch-analytische Methoden im einzelnen Falle Klarheit erlangen, da die angewandten Mittel aller Voraussicht nach sehr verschiedenartig sein werden. Ich beschränkte mich auf die Ermittelung der Turgordrucke mit Hilfe der plasmolytischen Methode.

Da zeigte sich denn überall in der welkenden Pflanze trotz des häufigen Steigens des Gesamtturgors, das ich schon oben[3]) als Folge des Wassermangels identifiziert habe, eine korrelative Begünstigung der jüngsten Teile; doch machte sich hier und da doch auch eine gewisse Selbständigkeit der einzelnen Organe bemerkbar, die sich in einer unabhängigen Erhöhung des Eigenturgors zeigte. Das war weniger bei Blättern als bei Stengelgliedern bemerkbar. So stieg in den untersten Internodien zum Welken aufgehängter

1) Hales, Statik der Gewächse, 1848, p. 77.
2) Vgl. p. 108.
3) p. 116.

Sprosse von *Callisia repens* und *Tradescantia fluminensis* der plasmolytische Wert in höherem Maße als in den darauf folgenden, noch turgeszenten. Das ist wohl so zu erklären, daß die Pflanze die für den Wassertransport wichtigen Stengelteile erhalten will, daß aber eine gewisse Überregulation stattfindet, oder es machte sich darin ein Kampf der Teile unter sich bemerkbar, die sich nicht in allen Stücken dem Nutzen der Allgemeinheit unterordnen.

Ein Sproß von *Callisia* war vom 30. Januar bis 8. März im Laboratorium aufgehängt. Das unterste Internodium, sowie die Blätter bis hoch hinauf, — die oberen nur an der Spitze, — waren völlig trocken. Das zweite Internodium war geschrumpft, der Turgordruck in ihm betrug nach kurzem Quellen in Wasser 38%, während er in den jüngeren, turgeszenten Internodien 32—34% betrug, und die Normalzahlen für die untersten 10—12, für die oberen 20—22% waren. Hier ist also das selbständige Steigen des Turgors in den welkenden Sproßgliedern deutlich; doch nur in den untersten, die folgenden zeigten 24%, also weniger als der Gipfel. Im ganzen also Erhöhung des Gesamtturgors mit Erhaltung der Potentialdifferenz.

Ebenso bei *Tradescantia fluminensis.* Sproßgipfel und Seitenknospen bleiben in trockener Luft wochenlang frisch und nehmen allmählich einen Turgordruck bis 64% an, während die unteren Internodien nur auf 22% kommen. Die Normalzahlen für die untersten Internodien sind 10—12, für die jüngsten 22—24%. Nach einer Woche des Welkens zeigten die untersten turgeszenten 20%, die oberen 30—32%. Im feuchten Raum waren selbst nach drei Wochen (9.—30. Junuar) erst unten 14, oben 26% erreicht. Diejenigen Internodien der an freier Luft aufgehängten Stücke, die zwischen den völlig abgetrockneten untersten und den noch reichlich Wasser enthaltenden in der Mitte lagen und stark zusammengefallen aussahen, zeigten nach einer Woche 26%, also höher als die nächstfolgenden, doch tiefer als die obersten. Bei dieser Pflanze gibt wie die *Callisia* allein der saftige Stengel das Wasserreservoir für die junge Knospe ab, da die Blätter durch Eigentranspiration schnell abtrocknen, ausgenommen die jüngsten, falls diese am Stengel bleiben. Abgelöst vertrockneten auch sie rasch, schneller als die mittleren, die ihrerseits wieder die 3 oder 4 ältesten, durch kleineren Umfang und gelblichere Farbe ausgezeichneten, überdauerten, deren Spaltenverschluß nicht so gut funktionierte. Diese Pflanzen sind durch

anzunehmen, daß das Protoplasma sich von der Wand loslösen wird, übrigens könnte dann auch noch keine Luft nachdringen. Es sterben vielmehr die Protoplasten in diesen Zellen, bald nachdem sie ausgewachsen und ihre Wandungen durch Einlagerung von Kieselsäure erhärtet sind, ab und bilden dann einen sehr wirksamen Schutz gegen zu starke Transpiration und Besonnung. Daß sie zuerst Zellsaft enthalten, ist, so lange sie leben und wachsen, selbstverständlich, und daß sie Wasser an die assimilierenden Zellen in der Gefahr des Vertrocknens abgeben können, sehr wahrscheinlich.

Kerner[1]) spricht auch davon, daß an den Blättern dieser Pflanze wie bei *Bryophyllum* Stecklinge entstehen können, die, bis sie eigene Wurzeln haben, das fleischige Gewebe des Mutterblattes als Nahrungsquelle benutzen und aussaugen. Mir ist es nicht gelungen, solche Stecklinge zu bekommen, doch müßte in diesem Falle wohl die osmotische Saugkraft der auswachsenden Pflänzchen die des Blattes übertreffen.

Nach alledem möchte ich folgende Regeln aufstellen:

A. Sehr fleischige oder mit dichtgedrängten wasserspeichernden Organen versehene Pflanzen[2]) zeigen 1. geringen Abfall der Turgordrucke von oben nach unten, da für sie die beim Welken eintretende Turgorsenkung zum Nachsaugen des reichlich vorhandenen Wassers ausreicht; 2. geringe Steigerung des Turgordruckes beim Austrocknen des Bodens, da sie diesem an ihren Standorten in der ungünstigen Jahreszeit doch kein Wasser mehr entreißen können und sich daher von dieser Hilfsquelle durch Ausbildung besonderer Wassergewebe vorübergehend unabhängig machen mußten.

B. Am schönsten ist das Aussaugen und Absterben von hinten bei gleichzeitigem Fortwachsen an der Spitze bei Pflanzen mit gestreckter, auf der Erde kriechender Achse zu sehen, die sich bei größerer Bodenfeuchtigkeit vorn wieder bewurzeln können. Die durch das Absterben der Stengelbasis isolierten Spitzenteile des Verzweigungssystems werden dann zu Ursprungsstellen neuer Pflanzen[3]).

---

1) Kerner, l. c., Bd. II, p. 35.

2) zB. *Cotyledon gibbiflora, Sempervivum glaucum, Rochea falcata* u. a.

3) Beispiele sind: *Sedum acre, reflexum, album, Mesembryanthemum edule, Crassula spathulata, Rhipsalis Cassytha, Portulaca grandiflora, Tradescantia fluminensis* u. a.

C. Bei Pflanzen, die nicht die Fähigkeit haben, sich an der Spitze zu bewurzeln, kann das Aussaugen nur den Dienst verrichten die stärkere Transpiration der jungen Teile auszugleichen und sie so bei vorübergehender Trockenheit gegen Verdorren zu schützen. Das hier häufig besonders deutliche Steigen des Turgordruckes bei Trockenheit ist entweder als Transpirationsschutz oder wahrscheinlicher im Sinne einer besseren Ausnutzung der Bodenfeuchtigkeit zu deuten. Dabei werden die für den Zusammenhang des Vegetationspunktes mit dem unersetzlichen Wurzelsystem wichtigen Stengelteile gegenüber den Blättern sichtlich bevorzugt.

V. Trocken austreibende Speicherorgane.

Wir haben bisher die Pflanzen betrachtet, bei denen oberirdische Organe neben ihrer Hauptfunktion die Aufgabe übernehmen als Wasserreservoir für die jungen Teile zu dienen. Noch auffälliger wird dieses Verhältnis bei Pflanzen mit spezifischen, unterirdischen Speicherorganen. In diesen ist meist neben plastischen Nährstoffen Wasser enthalten, bei gewissen „trockenblühenden" Aroideen so viel, daß sie aus den Knollen ohne weitere Wasserzufuhr ansehnliche Blütenstände entwickeln können[1]). Doch zeigen auch die anderen Knollen, Rüben und Zwiebeln die Wasserabgabe an die trocken austreibenden Sprosse mehr oder weniger ausgeprägt. Wenn diese, wie sie im Keller so häufig tun, auswachsen, so müssen offenbar nicht nur die plastischen Nährstoffe, sondern auch das Wasser aus den Speicherzellen in die wachsenden Sprosse transportiert werden. Für diese Wasserbewegung dürfen wir nach den bisherigen Erfahrungen ebenfalls einen Turgorüberschuß in den jungen Teilen gegenüber den Speicherorganen erwarten.

Nun ist aber für viele von ihnen bekannt, daß ihre Zellen einen außergewöhnlich hohen Turgordruck aufweisen. Und zwar sind das besonders diejenigen Rüben und Zwiebeln, die lösliche Zuckerarten, vor allem Glukose und Saccharose speichern, also zB. *Beta vulgaris* und *Allium Cepa*[2]). In Speicherorganen, die mit festen Reservestoffen, wie Stärke, Aleuron vollgepfropft sind, ist

1) Burgerstein, l. c., p. 227.

2) Pfeffer, Physiologie 1897, I, p. 121 und die dort zitierte Literatur, dann auch Wächter, Austritt von Zucker aus den Zellen der Speicherorgane von *Allium Cepa* und *Beta vulgaris*, Jahrb. 1905, Bd. 41, p. 190 u. 195.

auf plasmolytischem Wege leider keine Messung zu machen. Es gilt dies sowohl für Kartoffelknollen und Hyazinthenzwiebeln usw. als auch für die Endosperme und Kotyledonen der Samen.

Wie man aus indirekten Bestimmungen entnehmen kann, ist aber wahrscheinlich auch in diesen der Turgor beim Austreiben hoch. Es fragte sich nun, ob die trocken austreibenden Rüben und Zwiebeln wirklich in ihren jungen Trieben noch höhere osmotische Werte entwickeln könnten, als sie die Speichergewebe zeigten. Zur Entscheidung dieser Frage mußte ein Objekt, wie die Küchenzwiebel, *Allium Cepa*, besonders geeignet sein, da sie leicht ohne Wasser austreibt, und ihre Speicherzellen sich verhältnismäßig gut plasmolysieren lassen. Es standen mir im Frühling, außer einigen Überresten deutscher, sehr schöne, große egyptische Zwiebeln zur Verfügung. Diese keimten zwar etwas langsam und ungleich, ließen sich aber doch gut verwenden und ergaben ein gut übereinstimmendes Resultat.

Frische Zwiebeln zeigten in den großen Parenchymzellen der Schuppen als Durchschnitt von je acht Exemplaren

bei der deutschen . . . . . . 37,7 %,
„ „ egyptischen . . . . . . 36,2 %.

Die individuellen Schwankungen waren unbeträchtlich. Copeland[1]) gibt 45—50 % an, so hohe Werte habe ich nie beobachtet.

Wachsen die Zwiebeln in feuchtem Boden aus, so sinkt der Turgor von außen nach innen vorschreitend, entsprechend der Reihenfolge der Entleerung bis auf 14—16 %.

Auch der Turgordruck der Blätter, der bei ganz jungen in den farblosen Markzellen 28—30 % erreicht, sinkt bald auf 24 % und hält sich dann konstant. Er ist also im Anfang geringer, am Ende größer als in den Zwiebelschuppen.

Wurden die Zwiebeln aber nur kurz in feuchtem Sand angetrieben und dann nicht weiter gegossen, so hielt sich der Turgordruck der Blätter stets über oder mindestens gleich dem der Schuppen. Er sank in ihnen erst allmählich mit dem Verbrauch des gespeicherten Zuckers, entsprechend der Abnahme des Turgors in der Zwiebel. Bei Exemplaren, die vom 25. Mai bis 18. Juli sich selbst überlassen wurden, war schließlich der Turgorwert in der äußersten lebenden Zwiebelschale 22 %, in den innersten 24 %, in den Blättern 26 %. Dieser Fall ist typisch. Eine Zwischen-

1) Copeland, l. c., p. 56.

stufe war zum Beispiel am 16. Juni erreicht, wo die Zwiebel noch 28%, die Blätter 46% zeigten. Sie waren da noch sehr kurz. Am 2. Juli zeigten die äußersten Schuppen 24%, die Blätter 34%. Die Differenz wurde also mit dem Verbrauch der gespeicherten Stoffe immer geringer, aber nie gleich 0 und noch weniger negativ. Der Verbrauch der Nährstoffe kann in der mit Wasser versorgten Zwiebel weitergehen als in der trockenen, bei der die Blätter ihr Wachstum auf einer viel früheren Stufe einstellen. Doch ist auch diese immerhin gut geschützt und enthält soviel Wasser, daß kein so sehr großer Teil der im besten Falle verwendbaren Stoffe zurückgelassen werden muß. Merkwürdig ist, daß bei solchen Zwiebeln immer noch Wurzeln, wenn auch spärlich, in den trockenen Sand getrieben wurden[1]), und daß bei diesen der Turgordruck nicht mehr als 24% betrug, also ebenso viel wie bei Wurzeln, die in Wasser tauchten. Das Ergebnis, daß die aussaugenden Teile höhere osmotische Energie aufweisen als die ausgesaugten, wurde auch durch das Verhalten der Wurzeln nicht erschüttert.

Auch bei *Beta vulgaris*, der roten Rübe, bestätigte es sich. Frischen Rüben war ein osmotischer Druck von 75% eigen. Beim Austreiben in feuchter Erde gingen sie bis auf 22% herunter. Die Blätter zeigten, solange sie ganz jung waren, nur wenig niedrigeren Turgordruck als die Rübe, also etwa 70%, gingen aber mit dem Strecken sehr bald tiefer und hielten sich dann konstant auf 24%, etioliert auf 18—20%, ganz wie bei Copeland[2]). Der Turgordruck war mithin wie bei *Allium Cepa* zuerst niedriger, zuletzt höher als der in den Speicherzellen.

Anders verhielten sich Rüben, die entweder im Topf, worin ich sie angetrieben hatte, dem Welken überlassen wurden oder, durch eine Glasglocke gegen zu raschen Wasserverlust geschützt, ohne Erde und Feuchtigkeit blieben. Letzteres war übrigens viel ungünstiger, da leicht ein Verfaulen eintrat, dem die Rüben oft anheimfallen. Ließ ich also Rüben, die einen Schopf Blätter getrieben hatten, im Topf trocken stehen, so verwelkten sehr bald die größeren Blätter, die jungen dagegen entwickelten sich langsam weiter, wenn sie auch nicht groß wurden. Die Blätter sind hier verhältnismäßig zart und viel schlechter gegen Vertrocknen geschützt

1) Die meisten Sukkulenten treiben sogar in die trockene Zimmerluft, oft reichlich genug, Wurzeln, die freilich nicht lang werden.

2) Copeland, l. c., p. 52.

als bei *Allium Cepa*, wo sie bei dem plötzlichen Übergang zur Trockenheit kaum welkten.

Auch hier zeigten die jüngsten, bei Trockenheit zugewachsenen Blättchen einen Turgordruck, der den der Rüben übertraf.

Beta vulgaris, vom 31. 5. — 20. 6. nicht gegossen,

Rübe, ganz welk . . . . 65 %,
junge Blätter . . . . 70 %.

Weit läßt sich leider das Aussaugen der Rübe nicht treiben, weil sie an der Luft zu schnell welk wird. Daher ist auch das Fallen des Turgordruckes, wie es bei *Allium Cepa* gefunden wurde, hier wenig deutlich.

Schön zeigt sich dieses dagegen bei dem dritten Beispiel für Reservestofforgane, das ich heranziehen will, bei der Kartoffel, *Solanum tuberosum*.

Angetriebene Kartoffelknollen hielt ich in Töpfen das eine Mal feucht, das andere vom 3. Juni ab ganz ohne Wasser und zwar im Dunkeln, weil dabei das Wachstum schneller geht und die plasmolytischen Bestimmungen beträchtlich erleichtert werden, was auch eine größere Genauigkeit zur Folge hat.

Solanum tuberosum, etiolierte Triebe.

	Feucht		Trocken	
Datum	Länge	Turgor	Länge	Turgor
6. Juni	3 cm	28 %	2 cm	34 %
9. "	5 "	24 "	3 "	30 "
21. "	27 "	20 "	13 "	26 "
6. Juli	53 "	20 "	15 "	24 "
18. "	60 "	20 "	16 "	28 "

Man sieht hier in deutlichen Zahlen, daß der Turgor von Anfang an abnimmt, und zwar nicht nur in den mit Wasser versorgten, sondern auch in den trocken gehaltenen Stücken. Das ist ein fundamentaler Unterschied gegenüber allen früheren Erfahrungen, nur in jungen Keimpflanzen ist ähnliches zu finden, aber auch nur bei Wasserzufuhr[1]). In der letzten Reihe der Tabelle sieht man schließlich doch wieder ein Steigen bei den trocken gehaltenen

1) Vgl. p. 128.

zufinden. Die Reaktion wächst in den Winkeln von 10° bis 60°, wo sie ihr Maximum erreicht. Das Maximum hält bis etwa 170° an, worauf bis 179° der Abfall erfolgt. Nachdrücklich ist hervorzuheben, daß bei 45° unter der Horizontalen noch keine maximale Antifermentreaktion nach sechs Minuten langer Reizung erzielbar ist, daß wohl aber bei 135° (oder 45° über der Horizontalen) eine maximale Antifermentreaktion konstatierbar ist. Wenn wir es versuchen würden eine Intensitätskurve der Antifermentreaktion zu entwerfen, wobei die Winkelgrößen auf der Abszissenachse aufgetragen werden und die Intensitätsdifferenzen der Antifermentreaktion (Titerdifferenzen) mit ungereizten Wurzeln die Ordinaten bilden, so würde die Kurve sich nicht symmetrisch zur Ordinate über 90° Ablenkung darstellen, sondern würde in diesem Schnittpunkte in zwei ungleiche Teile zerfallen.

Diese Ergebnisse erleiden durch Berücksichtigung der Nachhaltigkeit der geotropischen Reizung keine nennenswerte Modifikation. Kleinere Winkeldifferenzen als 35° lassen sich mit Hilfe der Antifermentreaktion in ihrer geotropischen Wirkung nicht unterscheiden. Insofern möchte ich das von mir als vorläufige Mitteilung (Annals of Botany, January 1905, p. 91) gesagte modifizieren und folgende Sätze als sichere Ergebnisse der Untersuchung der Wirkung verschiedener Neigungswinkel an der Hand der Antifermentreaktion hinstellen:

1. Bei **45°** Ablenkung ist die geotropische Antifermentreaktion deutlich schwächer als bei **135°**, d. h. **45°** oberhalb der Horizontalen.

2. In der Inversstellung fehlt jede Antifermentreaktion.

Diese Ergebnisse stehen mit den von mir früher mit Hilfe anderer Methoden gefundenen Tatsachen in leicht verständlichem Zusammenhange.

Eine weitere Methode zur Vergleichung der Intensität des Geotropismus in verschiedenen Neigungswinkeln besteht in der komparativen Messung jener Zeit, welche bis zum eben sichtbaren Krümmungseintritt in den verschiedenen Ablenkungslagen verstreicht. Ich habe auf Veranlassung von Herrn Geheimrat Prof. Dr. Pfeffer dieses Untersuchungsprinzip bereits 1894 angewendet (Vgl. diese Jahrbücher Bd. XXVII, p. 292). Seither ist kein

hinweisen. Ich will nur hinzufügen, daß meine eigenen Versuche an Keimwurzeln von *Lupinus albus* und Hypokotylen von *Helianthus annuus*, wenngleich ich mich primitiverer Hilfsmittel bedienen mußte, einhellig zu dem in den oben angeführten Sätzen niedergelegten Resultate führten. So wurden Lupinenwurzeln bei 23° C. im feuchten Raume abwechselnd 10 Minuten lang in entgegengesetztem Sinne geotropisch durch die Ablenkungen 135° und 90° induziert. Um 8^h 20′ morgens hatte der Versuch begonnen; um 12^h 45′ mittags waren alle Wurzeln im Sinne der Induktion 90° schön gekrümmt, ebenso stark wie die Kontrollwurzeln aus konstant horizontaler Lage. In dem Gegenversuche mit den Ablenkungen 45° und 135° (Temp. 20° C.) war innerhalb derselben Versuchszeit keine Krümmung der Wurzeln erfolgt, während die Kontrollen tadellos geotropisch reagiert hatten.

Prinzipiell dieselben Versuche, jedoch methodisch weniger vollkommen, hat bereits vor Fitting Miss Dorothea Pertz[1]) angestellt, mit dem Resultate, daß bei einer gegensinnig und gleichzeitig angestellten intermittierenden Reizung in den Ablenkungen 45° und 135°, sich an parallelotropen Organen eine Krümmung im Sinne von 135° ausbildet. Die Verfasserin hat neuestens gezeigt[2]), daß in ihren früheren Versuchen ein Fehler unterlaufen sein muß, und auch sie pflichtet nun Fittings Ergebnissen bei, ebenso wie es jüngst Newcombe[3]) getan hat.

Ist an der Richtigkeit dieser experimentellen Erfahrungen nicht zu zweifeln, so haben wir uns desto kritischer mit der Deutung derselben zu befassen.

Auf den ersten Blick scheinen diese Tatsachen schlagend zu erweisen, daß die Ablenkungen 45° und 135° gleich intensive Krümmungen auslösen, also geotropisch gleichwertig sind; daß ferner die Horizontallage entschieden als optimale Stellung für die geotropische Reizung anzusprechen ist. Diese Tatsachen scheinen weiters ganz unvereinbar zu sein mit dem von mir früher dargelegten Ergebnis, wonach etwa 135° Ablenkung den stärksten Nachwirkungseffekt auslöst, und Fitting bemüht sich in der Tat, diese letzteren Resultate als zweifelhaft und methodisch anfechtbar hinzustellen. Ich werde auf die Kritik dieser Ansicht noch näher einzugehen haben. Zunächst will ich jedoch eine Versuchsreihe

1) Miss Dor. Pertz, Annals of Botan. 1899, p. 620.
2) Miss Dor. Pertz, ibid., Okt. 1905, p. 569.
3) F. C. Newcombe, ibid., April 1905, p. 311.

diskutieren, welche ich noch zur Erweiterung und Verifizierung der von Fitting bereits angestellten Versuche ausgeführt habe.

Aus Fittings Experimenten folgt, daß bei intermittierender gegensinnig nach zwei Neigungswinkeln hin erfolgender geotropischer Reizung, falls die Reizungsperioden gleich lang sind, in allen Fällen, wo die Neigungswinkellagen ungleichen Abstand von der Horizontalen haben, die Krümmung parallelotroper Organe schließlich im Sinne jener Lage erfolgt, welche am wenigsten von der Horizontalen abweicht (Fitting, l. c., p. 274). Man kann jedoch auch bei intermittierender Reizung in zwei Neigungslagen, welche ungleichen Abstand von der Horizontalen haben, die entgegengesetzten Krümmungsimpulse zur Kompensation bringen, indem man die Reizungszeiten ungleich macht, d. h. länger in jener Lage reizt, welche von der Horizontalen mehr entfernt ist. Fitting hat experimentell gezeigt, daß die Neigungslagen 90° und 135° (oder 45°) sich dann eben in ihrem Krümmungseffekt kompensieren, wenn sich die Expositionszeiten wie 10 : 14 verhalten. Wird im Verhältnis 10 : 15 exponiert, so überwiegt 135° (resp. 45°), wird im Verhältnis 10 : 13 gereizt, so überwiegt 90° im Krümmungseffekt. Das Verhältnis 10 : 14 entspricht sehr genau dem Verhältnis der Sinusgrößen der zugehörigen Winkel 45° und 90°, und Fitting gelang es auch für andere Winkelkombinationen die Gleichheit des Sinusverhältnisses mit dem Verhältnis der Zeiten, deren Wirkungen sich kompensieren, durch den Versuch zu bestätigen.

Es erschien mir nun nicht uninteressant diese Erfahrung weiter zu prüfen. Trifft Fittings Sinusgesetz wirklich zu, so muß es auch für Sinussummen oder Winkelsummen gelten: d. h. wenn man mehr als zwei Winkel in intermittierender Reizung kombiniert, so muß bei Einhaltung des obigen Zeitgesetzes dasselbe Resultat herauskommen, wie für zwei Winkel. Man ersetzt da gleichsam die eine der Ablenkungslagen durch zwei gleichsinnig gerichtete von dieser Ablenkungslage nach oben und unten gleichweit abstehende Neigungslagen. Welcher Effekt resultiert hieraus? Ich habe mich darauf beschränkt drei Neigungslagen zu kombinieren. Eine Lage entsprach der Horizontalen oder lag nahe der Horizontalen; die beiden anderen Lagen waren dieser entgegengesetzt gerichtet, und standen von der der ersten Lage direkt entgegengesetzten Neigungslage um gleiche Winkel nach oben und unten ab. Wenn also z. B. eine Wurzel mit der Flanke *a* nach oben in der ersten Lage horizontal gereizt wurde, so waren die beiden anderen Reizlagen mit der

Flanke *a* nach unten gerichtet von der Horizontalen um gleiche Winkel nach oben und unten entfernt, z. B. 135° und 45°. Die Frage war nun, wie die beiden Reizlagen sich zur Horizontallagerung mit Flanke *a* nach unten, verhalten hinsichtlich ihrer Wirkung in Konkurrenz mit der Horizontallage mit Flanke *a* nach oben.

Ich hatte zwar noch nicht Gelegenheit, mit dem von Fitting erdachten äußerst praktischen Apparat für intermittierende Reizung zu arbeiten, glaube jedoch aus dessen Beschreibung ersehen zu können, daß er nicht ohne weiteres für Versuche mit Reizung nach drei Neigungslagen verwendbar ist. Meine Experimente wurden mit geringeren mechanischen Hilfsmitteln angestellt. Mein Apparat bestand aus dem großem Modell des Pfefferschen Klinostaten, an dessen horizontal gestellter Achse mit Hilfe des dem Klinostaten beigegebenen Verbindungsstückes am Ende die kürzere Messingachse als ein in vertikaler Ebene rotierender Stab angebracht war. Am Ende dieses Messingstabes wurde mittels Kork ein leichtes Becherglas befestigt, welches als wohlverschlossener feuchter Raum die Keimwurzeln enthielt, die als Versuchsobjekte dienten *(Lupinus albus)*. Die Wurzeln standen daher mit ihrer Längsachse genau im Radius der Rotationsebene, welche vertikal war. Um das Becherglas mit den Wurzeln in genau bestimmter Neigungslage beliebig lang fixiert halten zu können, diente folgende einfache Vorrichtung. Auf einem sicheren Stativ war eine starke Pappscheibe von etwa 40 cm Durchmesser vertikal befestigt, welche mit ihrem gelochten Zentrum über die horizontale Klinostatenachse geschoben wurde. Auf der Pappscheibe waren die den einzelnen Winkeln entsprechenden Radien genau gezogen. Ferner waren den einzelnen Winkeln entsprechend Bohrungen in der Scheibe angebracht, in welche etwa 3 cm lange Glasstifte gut einpaßten. Zum Gebrauche wurde nun die Pappscheibe auf die Klinostatenachse geschoben, und parallel der Rotationsebene der Wurzeln knapp an den das Wurzelgefäß tragenden Messingarm angerückt, so daß der Messingarm bei seiner Rotation jeden in die Scheibe eingesteckten Glasstift als Bewegungshemmung erhielt. Die Bohrungen mußten natürlich alle so angebracht werden, daß der auf dem betreffenden Glasstift anliegende Messingarm genau mit dem betreffenden Kreisradius (Ablenkungswinkel) zusammenfiel. Die Pappscheibe konnte auf dem Stativ drehbar stets so fixiert werden, daß ein bestimmter Durchmesser als Ausgangspunkt der Drehung

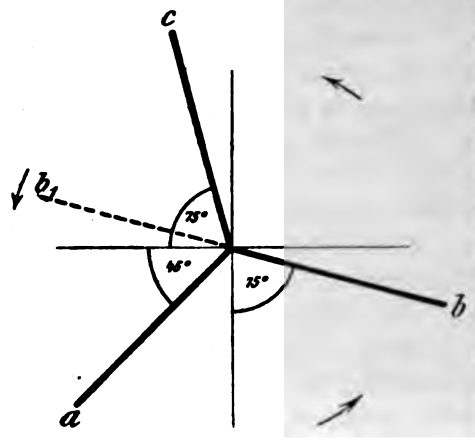
dienend, mittels Lotvorrichtung genau vertikal gestellt werden konnte.

Schließlich wurde das Gangwerk des Klinostaten auf seinen allerschnellsten Lauf eingestellt.

Mit diesem Apparat ließ sich leicht in folgender Weise arbeiten. Auf der Pappscheibe wurden in jenen Neigungswinkeln, welche angewendet werden sollten, Glasstifte eingesteckt. Der Messingarm wurde vertikal abwärts genau eingestellt und sein Glasgefäß mit den Versuchswurzeln beschickt. Nun wurde die Arretierung des Gangwerkes aufgehoben und das Wurzelgefäß setzte sich an seinem Messingarm so lange in Bewegung, bis der Messingarm an dem ersten Glasstift ankam. Nun wurde die zur Reizung in dieser Lage bestimmte Zeit verstreichen gelassen. Nach Ablauf derselben wurde der erste Glasstift für einen Moment mit der Hand entfernt, so daß der Messingarm in die nächste Lage wandern konnte u. s. f. Die Bewegung war rasch genug, um in kürzester Frist die Umlagerung zu gestatten; sie war aber auch gleichmäßig und sanft, so daß beim Auftreffen auf den (überdies leicht nachgebenden) Glasstift kein starker Stoß stattfand.

Das übrige möge die Beschreibung der einzelnen Versuche zeigen. Bemerken will ich nur noch, daß ich leider, durch die unzulänglichen Arbeitslokalitäten genötigt, diese Versuche in meinem Schreib- und Bibliothekraum anstellen mußte. Doch wählte ich die warme Jahreszeit, und hielt in nächster Nähe des Tisches, auf dem die Apparate standen, ein Fenster offen, welches zu den Stunden meiner Experimente Sonne hatte. Das Gefäß mit den Wurzeln war selbstverständlich gegen Lichteintritt gut versichert. So war für frische Luft und genügend hohe Temperatur ohne künstliche Heizung, soweit als es mir möglich war, gesorgt. Bemerken will ich an dieser Stelle, daß ich noch vor Fittings Publikation mich verschiedenfach überzeugen konnte, daß der Lichtmangel und die von schädlichen Stoffen leider allzusehr erfüllte Luft meines Arbeitsraumes meine früher publizierten Zeitangaben über Schnelligkeit des Reaktionseintrittes usw. in hohem Maße beeinflußt hatten. Fitting ist vollkommen im Rechte, wenn er darauf aufmerksam macht (l. c., p. 362ff.), daß meine Zeitangaben viel zu hoch ausgefallen sind. Ich behalte mir vor, über diese Verhältnisse später zu berichten, in der Hoffnung bald bessere Hilfsmittel für meine reizphysiologischen Studien benützen zu können, als bisher.

Versuch I, 29. Mai 1905. Als Ablenkungswinkel wurden auf der Pappscheibe abgesteckt: auf der rechten Kreishälfte 75°, d. h. 15° unter der Horizontalen, auf der linken Kreishälfte 45° (unter der Horizontalen) und 165°, d. h. 75° über der Horizontalen (Fig. 1). Drehungsrichtung war wie in allen Fällen entgegengesetzt dem Sinne des Uhrzeigers. Von den 3 in der Figur als *a*, *b*, *c* bezeichneten Lagen war *a* (45°) die zu Beginn des Versuches zuerst erteilte Lage. Die Lagen *a* und *c* liegen beide gleich weit (um 60°) entfernt von derjenigen (b_1), welche *b* konträr wirkt. Die Reizungszeiten wurden folgendermaßen gewählt: für *b* je 10 Minuten, für *c* je 7 Minuten und für *a* gleichfalls 7 Minuten.



Figur 1.

Der Versuch wurde um 8^h 18′ morgens aus Lage *a* in Gang gesetzt. Um 8^h 25′ Übergang in Lage *b*, um 8^h 35′ Übergang in Lage *c*, um 8^h 42′ Übergang in Lage *a* u. s. f. Um 12^h 54′ wurde der Versuch abgeschlossen. Die Temperatur betrug zu Beginn des Versuches 16° C., stieg um 10^h 15′ auf 17° C., um 10^h 59′ auf 17,5° und blieb auf dieser Höhe bis zum Schlusse. Von den vier Versuchsobjekten hatten drei im Sinne der Lage *b* durch Krümmung reagiert, eines war gerade. Die gleichlange Zeit horizontal aufgestellten Kontrollobjekte hatten normal geotropisch reagiert.

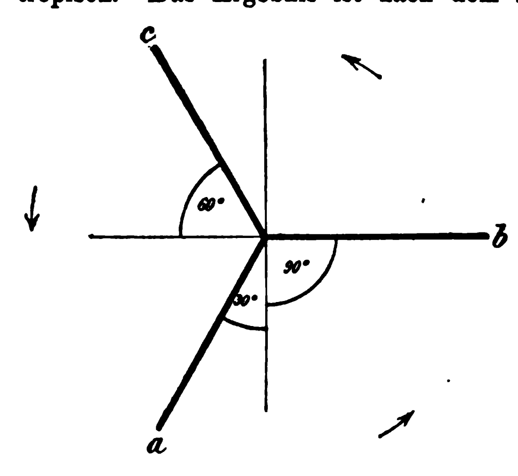
Ist dieser Erfolg aus dem Fittingschen Zeit-Sinusgesetz vorauszusehen? Wenn die Reizung in der Lage *b* eine bestimmte Zeit andauert, läßt sich aus der Beziehung zwischen Sinus der Neigungslage und Reizungsdauer für den Eintritt eines resultierenden Nulleffektes der intermittierenden Reizung berechnen, wie lange in den Lagen *c* und *a* gereizt werden muß. Wurde für *b* (75°) die Reizungsdauer 10 Minuten gewählt, so berechnet sich aus der Beziehung Reizungsdauer: Neigungswinkelsinus für jede Teilreizung in der Lage *a* 6 Minuten 50″ und für jede Teilreizung in der Lage *c* 18 Minuten 40″. In unserem Versuch wurde das für Ausbleiben einer resultierenden Krümmung in *c* nicht eingehalten;

infolgedessen ist die *b* entgegenwirkende Reizung in $a + c$ voraussichtlich schwächer und es wäre eine Krümmung im Sinne von *b* zu erwarten gewesen. Man sieht, daß das Experiment tatsächlich diesen Erfolg ergeben hat.

Versuch II, 30. Mai 1905. Dieselben Neigungslagen wie in Versuch I und Fig. 1. Die Reizungszeiten wurden folgendermaßen gewählt: für *b* (75°) je 14 Minuten, für *a* (45°) je 7 Minuten, für *c* (165°) ebenfalls je 7 Minuten. Um 8^h 18′ morgens wurden die Wurzeln in die Lage *a* gebracht, um 8^h 25′ nach *b* überführt, um 8^h 39′ von *b* nach *c*, um 8^h 46′ von *c* nach *a* u. s. f. Schluß des Versuches um 12^h 51′. Temperatur zu Beginn 17° C., um 9^h 7′ 17,5°; um 9^h 21′ 18°, von 10^h 10′ bis zum Schluß 18,5° C. Effekt: Alle vier Wurzeln deutlich im Sinne von *b* (75°) reagiert. Die Kontrollobjekte gut geotropisch gekrümmt. Wenn man nach dem Zeit-Sinusgesetze für eine Partialreizung in *b* von 14 Minuten die kompensierenden Partialreizungen in den entgegengesetzten Lagen *a* und *c* berechnet, so findet man, daß ein Krümmungseffekt ausbleiben soll, falls die Reizungen in *a* 9 Minuten 34″ und in *c* 26 Minuten 7″ andauern. In unserem Versuche waren die Reizungszeiten in *a* und *c* beide kürzer, deshalb mußte der theoretisch erwartete Effekt einer Krümmung im Sinne von *b* eintreten; im Einklange mit der Theorie war diesmal auch die Reaktion noch kräftiger als in Versuch I.

Versuch III, 31. Mai 1905. Dieselben Neigungslagen (Fig. 1). Die Reizungszeiten wurden jedoch in folgendem Verhältnis gewählt: *b* 15 Minuten; *a* und *c* je 10 Minuten. Um 8^h 15′ morgens begann die Reizung in der Lage *a*; um 8^h 25′ wurden die Wurzeln in die Lage *b* überführt, um 8^h 40′ von *b* nach *c*, um 8^h 50′ von *c* nach *a* u. s. f. Schluß des Versuches um 12^h 50′. Die Temperatur betrug zu Beginn des Versuches 18°, stieg um 8^h 50′ auf 18,5°, um 9^h 35′ auf 19°, erreichte um 11^h 35′ 19,5° und blieb auf dieser Höhe bis zum Schlusse. Effekt: Zwei Wurzeln deutlich im Sinne von *b* gekrümmt, zwei Wurzeln gerade. Die Kontrollobjekte hatten geotropisch reagiert. Die Berechnung ergibt, daß in dem Falle, daß die Reizung in *b* 15 Minuten dauert, nach dem Zeit-Sinusgesetze zur Aufhebung eines Endeffektes entgegengesetzte Partialreizungen in *a* von 10 Minuten 14″, in *c* von 28 Minuten erforderlich sind. Unsere Reizung in *c* war kürzer, deswegen mußte sich ein Krümmungseffekt im Sinne von *b* äußern. Doch war hier die Wirkung keine starke.

Versuch IV, 5. Juni 1905. Die hier kombinierten Neigungslagen (Fig. 2) waren: die Horizontale (90°) und ihr entgegengesetzt wirkend 150° (Lage *c*) und 30° (Lage *a*). Drehungsrichtung entgegengesetzt dem Sinne des Uhrzeigers. Dauer der Partialreizungen: in *b* je 10 Minuten, in *c* und in *a* je 7 Minuten. Versuchsbeginn um 8^h 25′ morgens mit Lage *b*; um 8^h 35′ Übergang nach *c*; um 8^h 42′ von *c* nach *a* u. s. f. Temperatur zu Beginn 22,5° C.; um 8^h 49′ 23°; von 9^h 54′ an bis zum Schluß des Versuches um 12^h 49′ 23,5° C. Effekt: Alle vier Wurzeln scharf im Sinne von *b* reagiert. Die Kontrollen gut geotropisch. Das Ergebnis ist nach dem Zeit-Sinusgesetz vorauszusehen; denn für eine zehn Minuten lang dauernde Partialreizung in *b* (90°) sind zur Äquilibrierung des Krümmungseffektes rechnungsmäßig je zehn Minuten Reizung in *a* und *c* erforderlich (sin 30° = sin 60° = 0,5). Bei sieben Minuten Reizung in *a* und *c* muß also Krümmung im Sinne von *b* resultieren.



Figur 2.

Versuch V. 6. Juni 1905. Dieselben Neigungslagen (Fig. 2). Jedoch Dauer der Partialreizungen in *b* 15 Minuten, in *a* und *c* je zehn Minuten. Versuchsbeginn 8^h 25′ mit Lage *b*; Schluß um 12^h 55′. Temperatur zu Beginn 23° C.; um 9^h 23,5°; um 10^h 35′ 24°; von 12^h 30′ an 24,5°. Effekt: Alle vier Versuchsobjekte schwach im Sinne von *b* gekrümmt. Kontrollen gut geotropisch.

Versuch VI, 7. Juni 1905. Alles wie im vorigen Versuch, nur die Reizungsdauer in allen Lagen gleich, zehn Minuten. Versuchsbeginn 8^h 20′, Schluß 12^h 50′. Effekt: Alle vier Wurzeln gerade. Die Kontrollen geotropisch. Damit ist die theoretische Forderung verifiziert.

Versuch VII, 8. Juni 1905. Kombiniert wurden: die Horizontale (90°) und derselben entgegen wirkend 135° (45° über der Horizontalen) und 45°. Reizungsdauer in 90° 15 Minuten, in den beiden anderen Stellungen je zehn Minuten. Beginn um 8^h 25′

mit 90°, Schluß um 12^h 55′. Temperatur zu Beginn 20°, um 8^h 50′ auf 20,5°; um 9^h 15′ auf 21°; um 10^h 10′ auf 21,5° und um 11^h auf 22° gestiegen. Effekt: Keine deutliche Krümmung. Die Kontrollobjekte schön geotropisch. Nach dem Zeit-Sinusgesetz berechnet, würde der Effekt einer 15 Minuten lang dauernden Partialreizung in der Horizontalen paralysiert durch je 10 Minuten 40 Sekunden dauernde entgegengesetzt gerichtete Reizungen in 45° und 135°. Die Berechnung stimmt demnach mit dem Experiment ziemlich befriedigend überein.

Versuch VIII, 9. Juni 1905. Zur Verifizierung wurde der letzte Versuch wiederholt mit der Abänderung, daß der 15 Minuten währenden Reizung in 90° eine entgegengesetzte kontinuierliche Reizung durch 20 Minuten bei 45° gegenübergestellt wurde. Beginn 8^h 20′ morgens mit 90°; Schluß um 1^h nachmittags. Temperatur zwischen 21° und 21,5° C. Effekt: Alle Wurzeln gerade, vielleicht eine Spur Krümmung im Sinne von 45°. Die Kontrollen gut geotropisch. Der Erfolg bestätigt, daß es im Sinne der von Fitting aufgefundenen gesetzmäßigen Beziehungen nichts ausmacht, ob eine Reizung 45° durch die doppelte Zeit an Stelle der kombinierten, gleich lange dauernden Reizung bei 135° und 45° verwendet wird. Da theoretisch 15 Minuten Horizontalinduktion durch 21 Minuten 20 Sekunden Induktion bei 45° kompensiert werden, hätte man eine Spur Krümmung im Sinne von 90° erwarten sollen Daß dies nicht eintrat, muß auf nicht näher aufgehellten Unregelmäßigkeiten bei Aufstellung des Versuches beruhen. Diese Vermutung legt auch der Ausfall des nächsten Versuches nahe.

Versuch IX, 10. Juni 1905. Neigungslagen 90° und entgegengesetzt dieser wirkend 135° und 45°. Die Partialreizungen währten in 90° zehn Minuten, in den beiden anderen Lagen je sieben Minuten. Versuchsbeginn 8^h 25′ mit 90°; Schluß 12^h 49′. Temperatur zwischen 23° und 24° C. — Effekt: Drei Wurzeln schwach geotropisch im Sinne von 90°, eine gerade. Die Kontrollobjekte gut reagiert. Theoretisch sollen nach dem Zeit-Sinusgesetz zur Kompensierung von 10 Minuten lang währenden Partialreizungen bei 90° gegensinnige Partialreizungen bei 45° und 135° von je 7 Minuten 4 Sekunden Dauer erforderlich sein. Es wäre mithin verständlich, daß hier eine leichte Reaktion im Sinne von 90° erfolgen konnte.

Wir werden sonach nicht umhin können in dieser Versuchs-

reihe eine neue **Bestätigung des von Fitting für die intermittierende geotropische Reizung aufgedeckten Gesetzes zu erblicken, daß die Reizungsdauer in verschiedenen geotropischen Neigungswinkeln bei konstantem Effekte umgekehrt proportional ist dem Sinus des Neigungswinkels.**

Am Schlusse unserer Zusammenstellung des bezüglich der geotropischen Neigungslagen gesammelten experimentellen Materials haben wir noch einer Reihe von Versuchen zu gedenken, welche Frank Darwin[1]) gelegentlich einer Untersuchung der Lokalisation der geotropischen Sensibilität bei Graskeimlingen anstellte. Keimlinge von *Setaria* oder *Sorghum* wurden mit der Spitze vorsichtig in Glasröhrchen fixiert, und nun die Glasröhrchen, welches Keimling samt dem anhängenden Korn bequem frei trug, in verschiedenen Richtungen zur Vertikale unbeweglich orientiert. Die Keimlinge führen unter diesen Verhältnissen infolge der dauernden geotropischen Reizung der Spitze in ihrer Wachstumszone stetig Krümmungen aus, welche sich zu korkzieherartigen Windungen ausbilden. Darwin schienen diese Krümmungen am intensivsten zu sein, wenn der Keimling mit seinem Kotyledo schräg abwärts geneigt fixiert war; doch sagt Darwin selbst, daß er nicht zu einem bestimmten Schlusse kommen konnte. Jedenfalls waren aber die Krümmungen stärker bei 135° Ablenkung als bei 45°, was den oben mitgeteilten Daten über Nachwirkungsgröße und Antifermentreaktion zu korrespondieren scheint.

Massart[2]) berichtet über Versuche mit *Lysimachia Nummularia*, die in methodischer Hinsicht mit den Versuchen Darwins Ähnlichkeit besitzen. Er ließ die dorsiventralen Sprosse einige Tage unter Wasser wachsen, wobei dieselben eine geotropische Umstimmung erleiden, und aus klinogeotropen Organen parallelotrope Sprosse ohne Dorsiventralität werden. Nun befestigte er sie mittels Röhrchen aus dickem Strohhalm, welche in einer Gipsscheibe in verschiedenen Neigungslagen eingekittet waren, mit der Spitze in den differenten Lagen und beobachtete die Verschiedenheit der Krümmungsgröße. Die stärkste Krümmung erschien bei den in horizontaler Lage mit der Spitze fixierten Exemplaren.

---

1) Fr. Darwin, Annals of Botany, Vol. XIII (1899), p. 574.

2) J. Massart, Sur l'Irritabilité des Plantes Supérieures. Extr. des Mémoir. couronn. par l'Acad. roy. de Belg. Tom. LXII (1902), p. 29.

Wenn Massart hieraus schließt, daß die horizontale Lage den stärksten Krümmungsimpuls setzt, so kann ich nicht zugeben, daß hierfür mit diesem Versuche der Beweis erbracht ist. Bei *Lysimachia*, wo durch verschiedene Faktoren (Untertauchen in Wasser, Verdunklung) die normal in Licht und Luft ausgebildete Dorsiventralität schwindet und zugleich geotropische Umstimmung eintritt, ist der von Massart ausgeführte Versuch äußerst schwer zu deuten. Ich will nur hervorheben, daß mit dem Einführen der Sprosse in die Strohröhrchen die Spitze verdunkelt wird, die anderen Teile aber im Lichte sich befinden; ferner wurde durch Überführen der Sprosse aus Wasser in Luft neuerlich zu geotropischen Umstimmungen Gelegenheit gegeben. Es ist daher schwer zu sagen, welchen Anteil nastische und geotropische Krümmungen an dem Ausfall des Versuches haben. Bei parallelotropen Sprossen wäre wohl ein einfacheres Resultat zu erwarten. Massart bildet einen analogen Versuch mit *Helianthus*-Keimlingen auf p. 7 seiner Arbeit ab, ohne ihn für seine Ansicht, daß die horizontale Lage die stärkste Krümmung hervorrufe, zu berücksichtigen; in der Tat konnte er diesen Versuch nicht mit verwerten, da die Keimlinge sich sämtlich in kurzer Zeit völlig aufzurichten imstande waren, und keine Differenz zeigten. Deshalb dürfte diese Untersuchungsmethode schwerlich zu brauchbaren Resultaten führen.

Wenn ich zu der theoretischen Verarbeitung des gesamten, bisher über die Neigungswinkelfrage vorliegenden experimentellen Materials übergehe, so kann ich als Grundprinzip der Darlegungen Fittings Worte voranstellen: „Manches spricht dafür, daß diese Reizzustände nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ verschieden sind" (Fitting, l. c., p. 395).

Fitting konnte aber auf Grund seiner vor allem in dem Ausfall der Versuche mittels intermittierender Reizung wurzelnden Anschauungen wohl kaum den Verdacht auf qualitative Differenzen der geotropischen Reizung in verschiedenen Neigungswinkeln so bestimmt äußern, wie es möglich gewesen wäre, wenn er alle vorliegenden Tatsachen gleichmäßig theoretisch berücksichtigt hätte.

Eine Differenz der vorangehenden Studien über die Wirkungsart der Neigungslagen mit der Arbeit Fittings ist eigentlich nur in einem Punkte hervorgetreten, und zwar bezüglich der relativen Nachwirkungsgröße aus verschiedenen Neigungswinkeln. Wenn-

gleich meine Versuche deutliche Unterschiede in den Nachwirkungen nach Induktion bei 45°, 90° und 135° ergeben haben, so mag es doch sein, daß bei manchen Versuchspflanzen und manchen Versuchsbedingungen diese Differenzen zwischen 90° und ± 45° auf ein unsicheres Minimum herabgedrückt sind, wie ich es für die Experimente Fittings anzunehmen genötigt bin. Aber ich bin auf Grund meiner zahlreichen Erfahrungen völlig überzeugt, daß Fitting nicht so schnell zu seinem ablehnenden Urteil über die Beweiskraft der Nachwirkungsversuche gelangt wäre, wenn er außer den Winkeln 45°, 90° und 135° auch Winkel zwischen 20°—45° und 135°—160° miteinander verglichen hatte. Dies hat leider auch Newcombe nicht mehr getan, und meine Versuche dürften die einzigen gewesen sein, welche alle Neigungslagen geprüft haben. Es ist, soweit ich gesehen habe, nie zu beobachten, daß die Nachwirkungen aus 30° und 150° oder 20° und 160° gleich ausfallen; stets ist 150° stärker wirksam als 30°, und 160° stärker als 20°. Für die meisten Objekte stellt sich aber auch sehr klar 45° als unterlegen gegen 135° heraus, und mindestens sehr häufig 90° schwächer als 135°.

Durch Verlängerung der Induktionszeit, unter Verhinderung einer vorzeitigen Krümmung mittels mechanischer Mittel (Überschieben von Glasröhrchen oder Eingipsen), ist es nicht möglich, die Nachwirkung kleiner Ablenkungen so groß zu machen, wie die Nachwirkung größerer Ablenkungen. Diese von mir 1895 veröffentlichte Erfahrung hat auch Fitting (l. c., p. 382) für die Epikotyle von *Vicia Faba* bestätigt. Fitting ist geneigt, anzunehmen, daß diese Unabhängigkeit der Nachwirkungsgröße von der Induktionszeit bei kleinen Neigungswinkeln und längerer Induktionsdauer für eine qualitative Differenz der Wirkung kleiner und großer Ablenkungswinkel spricht. Allerdings vermag er es nicht auszuschließen, daß der Autotropismus bei kleinerem Neigungswinkel die Nachkrümmung leichter paralysiert. In der Tat ist es schwer, sich hier zu entscheiden. Ich bin der Meinung, daß beide Faktoren: Qualitätsdifferenz der Reizung und die verschiedene Resistenz der Nachkrümmung gegenüber dem Autotropismus, eine Rolle spielen. Daß sich Nachwirkung und Autotropismus superponieren, ist in allen Neigungslagen unvermeidlich gegeben.

Submaximal bei kleineren Neigungswinkeln (10—45°) ist ferner die Antifermentreaktion bei kürzerer Reizungsdauer. Sie hat mit der Nachkrümmung das gemein, daß sie in den von der Horizon-

talen nach oben und unten gleichweit entfernten Neigungslagen, sobald dieselben der Horizontalen nicht zu nahe liegen, verschieden groß ist. Nach Fittings Versuchen gibt es Fälle, wo die Differenz der Nachkrümmung schon bei 45° und 135° unmerklich ist; vielleicht gilt ähnliches auch manchmal für die Antifermentreaktion. Immer aber dürfte die Antifermentreaktion in den Lagen 10—40° niedriger ausfallen, als bei 140—170°, vorausgesetzt, daß die Induktionszeit nicht zu groß ist. Es unterscheidet sich aber die Antifermentreaktion von der Nachwirkungsgröße dadurch, daß sie auch in kleinen Ablenkungswinkeln (20°) durch längere Induktionszeit auf maximale Beträge gesteigert wird. Bei 30 Min. Reizungsdauer ist das Maximum der Antifermentreaktion schon bei 20° und noch bei 176° vorhanden. Bei sechs Minuten Reizungsdauer ist hingegen das Maximum der Antifermentreaktion auf die Neigungslagen 60—160° eingeschränkt. Die Antifermentreaktion kann demnach bei kleinen Ablenkungswinkeln durch Verlängerung der Reizungsdauer gesteigert werden.

Der Eintritt der geotropischen Krümmung erfolgt, wie wir sahen, in allen Neigunglagen zwischen 20° und 150° gleichzeitig und es ist unmöglich, irgendwie eine Differenz der Krümmungsgeschwindigkeit experimentell zu erreichen. Die Reaktionszeit ist daher schon bei 20° Ablenkung unter allen Umständen maximal. Nur kleinere Winkel als 20° Ablenkung bedingen trägeren Reaktionseintritt. Diese Erfahrung wird von Fitting kaum berührt. Sie ist aber nicht unwichtig bei der Beurteilung, ob qualitative Differenzen bei der Reizung in verschiedenen geotropischen Neigungslagen anzunehmen sind, oder nicht.

Maximal ist nach Fittings Feststellungen unter allen Verhältnissen der relative Wirkungswert der einzelnen geotropischen Neigungslagen bei intermittierender Reizung. Derselbe ist von der Zeit völlig unabhängig, und die Relation der Wirkungen ist bei kurzen und langen Induktionszeiten dieselbe. Der relative Wirkungswert der Neigungslagen steht kaum in Beziehung mit der Schnelligkeit des Krümmungsbeginnes in den einzelnen Winkeln, wenngleich beide maximale Beträge erreichen; denn die Krümmung erfolgt bei 90° und 135° unter allen Umständen gleich schnell, während in intermittierender Reizung 90° die im Effekte dominierende Partialreizung bildet. Diese Überlegung machte es auch unwahrscheinlich, daß sich bei intermittierender Reizung 45° und 135° deshalb kompensieren, weil in beiden Lagen die Krümmungs-

prozesse gleich rasch vorschreiten. Da die Horizontallage trotz der Gleichheit im Krümmungsbeginn bei intermittierender Reizung über 45° und 135° die Oberhand behält (wenn die Partialreizungen gleich lange dauern), so muß die Horizontallage eine Besonderheit der Wirkung haben, welche den Lagen 45° und 135° fehlt. Wenn man die Horizontallage als „optimale Reizlage" bezeichnet, wie es meist geschieht, so denkt man an quantitative Differenzen in der Wirkung der Neigungslagen. Ich möchte aber den Ausdruck „optimale Reizlage" für die Horizontallage nur unter der Einschränkung adoptieren, daß damit nichts anderes gesagt ist, als was Fitting und andere Forscher experimentell festgestellt haben: nämlich, daß die Horizontallage bei intermittierender geotropischer Reizung über andere Ablenkungslagen im Effekte dominiert.

Keine Versuchsanordnung vermag mehr als gewisse Komplexe von Erscheinungen aus dem ganzen Kreise des geotropischen Reizvorganges in ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren näher zu charakterisieren; keine Versuchsanordnung vermag uns gleichzeitig über den ganzen geotropischen Prozeß ausreichend zu belehren. Wenn wir nun immer nur Teilprozesse kennen lernen, so werden wir auch nicht erwarten dürfen, daß alle diese Teilprozesse von einem Faktor, z. B. der Neigungslage, gleiche Abhängigkeit haben. Deswegen sind wir nicht überrascht, in der Nachwirkungsgröße und Antifermentreaktion Differenzen bei den Lagen 30° und 150° oder 45° und 135° zu finden, während sich in den Versuchen mit intermittierender Reizung je zwei zur Horizontalen symmetrische Lagen etwa gleich stark wirksam zeigen.

Wir können also, wenn wir von quantitativen Differenzen sprechen, nur „quantitative Differenzen eines Teilprozesses" im geotropischen Vorgange meinen. Diese Teilprozesse erreichen nun offenbar mit Zunahme des Neigungswinkels nicht alle gleichzeitig ihr Maximum. Jene Teilvorgänge, welche die Schnelligkeit des Krümmungseintrittes bestimmen, zeigen die maximale Wirkung schon bei 20°; die Teilvorgänge, welche die Antifermentreaktion regulieren, ergeben die maximale Wirkung später, bei kurzer Reizung etwa bei 60°; manche Teilvorgänge endlich, deren Wirksamkeit die Überlegenheit der Horizontallage über alle anderen Ablenkungslagen in der intermittierenden Reizung bedingt, erreichen ihr Maximum erst bei 90°. Auch das Abfallen der Wirkungsintensität mit weiterer Zunahme der Neigungslagen von 90° bis 179° erfolgt nicht bei allen Teilvorgängen gleich rasch. Zuerst

verliert sich die Eigentümlichkeit, bei intermittierender Reizung die Wirkung der Horizontallage zu paralysieren. Dann nimmt über 150° die Nachwirkungsgröße ab, sodann die Schnelligkeit des Krümmungseintrittes, endlich die Antifermentreaktion. Bei 180° sind alle diese Wirkungen auf denselben Wert wie in der Normalstellung des parallelotropen Organs erloschen.

Diese Verhältnisse können wir aber nicht anders sprachlich ausdrücken, als daß wir von qualitativen Differenzen im Wirkungswerte der einzelnen Neigungslagen reden. Es ergibt sich daraus, daß wir tiefere Einsicht nur durch Benutzung möglichst vieler sicherer Methoden zur Untersuchung der Effekte verschiedener geotropischer Neigungslagen gewinnen können. Nur so werden wir möglichst viele Teilprozesse in ihrer Abhängigkeit vom Neigungswinkel kennen lernen. Wie unerwartet manche Ergebnisse sein können, lehrt die Aufdeckung der Antifermentreaktion, welche früher kaum hätte irgendwie als möglich vermutet werden können.

Von unserem Standpunkte aus hat es auch nur bedingten wissenschaftlichen Wert, die Horizontallage als Optimum unter den Neigungswinkeln parallelotroper Organe zu betrachten. Dies kann ich ebenso wenig als aufklärend ansehen, als wenn ich selbst 1895 die Ablenkung um 135° als optimale Lage ansprach, nur aus dem alleinigen Grunde, weil die Nachkrümmung aus dieser Lage in der Regel größer ausfiel, als in den übrigen Neigungswinkeln. Beide Ansichten muß ich auf Grund meiner hier entwickelten theoretischen Gesichtspunkte jetzt als unzutreffend bezeichnen.

Daß die hier vertretenen Grundsätze nicht unfruchtbare Erörterungen sind, sondern uns weiter zu bringen imstande sind, hoffe ich durch Untersuchungen über den Geotropismus der Seitenwurzeln zu zeigen, welchen man kaum anders verstehen kann, als durch die Annahme differenter Teilprozesse und qualitativer Verschiedenheiten. Dasjenige, was man als „geotropische Erregung“ zusammenfaßt, ist eben ein hochkomplizierter Prozeß und äußert sich in einer großen Zahl physiologischer Vorgänge. Wie dieselben mit dem Eingreifen der Schwerkraft auf die reizempfindlichen Organe in Beziehung stehen, läßt sich auf Grund unserer heutigen Einsicht nicht exakt behandeln.



Der Einfluß der Konzentrationen der Nährlösungen auf die Entwicklung einiger grüner Algen. II.

Von

Alexander Artari.

Mit einer Kurve im Text.

Vorwort.

Die vorliegende Arbeit ist die unmittelbare Fortsetzung meiner Abhandlung, die Ende 1904 in dieser Zeitschrift veröffentlicht wurde. Beide Abhandlungen sind der Frage nach dem Einfluß verschiedener Konzentrationen von Nährlösungen auf die Entwicklung der Algen gewidmet. Dabei interessierten mich weniger die Strukturveränderungen der Zellen; auch den Gestalt- und Größenänderungen der Algen habe ich wenig Aufmerksamkeit geschenkt; mein Augenmerk konzentrierte ich vor allem auf die Veränderungen in der Geschwindigkeit der Entwicklung unter dem Einflusse der hier in Betracht kommenden Faktoren, und schließlich auf die Menge der entwickelten Zellen, kurz gesagt, auf die Vermehrungsenergie und auf die Vermehrungsmenge.

Die in dieser Beziehung erhaltenen Resultate zeigen, welche Rolle die Konzentration des einwirkenden Stoffes bei den Stoffwechselvorgängen spielt. Jeder Stoff wirkt proportional seiner Konzentration. Die Änderung der letzteren beschleunigt resp. verzögert die chemische Reaktion. Es fragt sich nun, inwieweit dieses Grundprinzip der chemischen Mechanik bei den Stoffwechselvorgängen verschiedener Organismen sich als richtig erweist. Wenn die Untersuchung der katalytischen Erscheinungen für das Verständnis der chemischen Prozesse, die in der lebendigen Zelle stattfinden, besonders wichtig ist, so ist auch das Studium der Konzentrationsverhältnisse höchst interessant. „Die Konzentration der Kulturflüssigkeit, sagt Pfeffer, ist immer von wesentlicher

Bedeutung" (I, 414). Auf diesem Gebiete ist aber noch sehr viel zu tun übrig.

In meinen Versuchen ging ich von Material aus, das in den gewöhnlichen Nährlösungen von bestimmter, relativ schwacher Konzentration kultiviert wurde. Mit diesem Material führte ich gleichzeitig die Impfungen in Kölbchen mit den betreffenden Lösungen verschiedener Konzentrationen aus. In dieser Arbeit kommt es also nicht auf die allmähliche Gewöhnung der Algen an starke Konzentrationen an, sondern auf ihre Fähigkeit, sich schnell den mehr oder weniger stark veränderten Konzentrationsverhältnissen anzupassen. Es war mir besonders interessant, zu untersuchen, wo die Grenzen dieser Anpassung liegen, und wie sich in dieser Beziehung verschiedene Algen unterscheiden. Es ergibt sich hieraus die weitere Frage, in welchen Beziehungen die Grenzkonzentrationen zu den osmotischen Wirkungen und anderen spezifischen Eigenschaften der zu prüfenden Stoffe stehen.

In der ersten Abhandlung [Artari IV] wurde von mir einmal der Einfluß verschiedener Konzentrationen der Glukose und Saccharose auf die Entwicklung von *Stichococcus bacillaris* und Flechtengonidien untersucht, und die Grenzkonzentrationen für diese Stoffe ermittelt; außerdem wurden Versuche mit einer allgemeinen Nährlösung von verschiedener Stärke und infolgedessen mit bestimmter Abstufung in bezug auf jeden nährenden Stoff angestellt; dabei ist die Stärke der allgemeinen, unverdünnten Nährlösung mit 1 bezeichnet und diese dann graduell mit destilliertem Wasser verdünnt worden. Die Resultate dieser Versuche haben gezeigt, daß *Stichococcus bacillaris* und Flechtengonidien starke Lösungen vorziehen, *Scenedesmus caudatus* dagegen schwache bevorzugt. Bei der graduellen Verdünnung habe ich mithin in den Kolben mit schwächeren Konzentrationen die Quantität aller Nährstoffe vermindert; daher kann man zweifeln, ob diese Kolben überhaupt eine genügende Menge von Nährstoffen enthielten. Ich erlaube mir hierbei zu betonen, daß mit Rücksicht hierauf die unverdünnte Lösung genügend stark war.

Die Untersuchung mit verschiedenen Konzentrationen der normalen Nährlösung gibt natürlich keinen Aufschluß über den Einfluß der Konzentrationen jedes einzelnen Stoffes in der Lösung. Die unten beschriebenen Versuche sollen diese Lücke ausfüllen. Dieselben wurden angestellt mit Konzentrationen der verschiedenen Stickstoffquellen, ferner mit Magnesiumsulfat, mit Dikaliumhydro-

und Kaliumdihydrophosphaten. Hierbei wurde jeder Stoff nicht nur in verdünnten, sondern auch in starken Lösungen geprüft, um besser osmotische und andere Wirkungen kennen zu lernen. Auch der Einfluß der Konzentrationen des Kochsalzes wurde untersucht; dieser Stoff spielt jedoch keine Rolle bei der Ernährung der untersuchten Algen. Den Versuchen mit Glukose und Saccharose gingen solche mit anderen Zuckerarten parallel, und zwar mit Galaktose, Fruktose und Laktose.

Als Untersuchungsobjekte haben mir drei Algen gedient: *Stichococcus bacillaris*, Flechtengonidien aus *Xanthoria parietina* und *Chlorella communis*. Die beiden ersteren habe ich früher zu meinen Versuchen verwendet, die letztere wurde von mir erst jetzt isoliert.

Die hier beschriebenen Versuche sind Ende Oktober 1905 abgeschlossen worden. Bevor ich zur Beschreibung derselben übergehe, möchte ich hiermit Herrn Zerewitinow, Assistenten für organische Chemie, für seine Bestimmung des Invertzuckers meinen besten Dank aussprechen. Auch den Studenten der technischen Hochschule, Herren Tischtschenko, Pamphilow, besonders aber den Herren Lasarew und Surenjanz fühle ich mich für ihre Hilfe bei der Zellenzählung und der Herstellung der Nährlösungen zu herzlichem Danke verpflichtet. Herrn Miller für seine Algenzeichnungen in Abhandlung I zu danken nehme ich hierdurch ebenfalls noch Veranlassung.

Moskau, Botan. Laborat. d. Kaiserl. Technischen Hochschule.

I. Versuche mit *Chlorella communis* n. sp.

1. Einleitendes.

Die Gattung *Chlorella* mit der Art *Chlorella vulgaris* wurde im Jahre 1890 von Beijerinck aufgestellt. Diese ganz einfach gebaute Alge ist sehr häufig. Beijerinck (l. c.) und Famintzin (I) haben die Identität jener grünen Zellen, die in den Körpern von *Hydra* und von verschiedenen Infusorien vorkommen, mit *Chlorella vulgaris* nachgewiesen. Meine Beobachtungen (I) über Struktur und Entwicklung von *Chlorella vulgaris* haben die von Beijerinck beschriebenen Tatsachen bestätigt. In einer Reihe weiterer Arbeiten [Beijerinck (II, III, IV), Chick, Grintzesco, Knörrich, Krüger, Radais, Artari (III)], die haupt-

sächlich der Frage über die organische Ernährung verschiedener *Chlorella*-Arten gewidmet waren, wurde die Ansicht vertreten, daß die Formen, die der *Chlorella vulgaris* morphologisch ähnlich sind, physiologisch voneinander unterschieden werden können. Einige Autoren hielten solche physiologisch verschiedene für neue Arten, andere haben den physiologischen Unterschieden keinen systematischen Wert zuerkannt. In dem Artikel: „Zur Frage der physiologischen Rassen einiger grüner Algen" (II) und in der folgenden Arbeit (III) habe ich den Gedanken ausgesprochen, daß bei *Chlorella vulgaris* ähnliche physiologische Rassen existieren, wie bei *Chlorococcum*, das bald frei lebt, bald in verschiedenen Flechten, Gonidien bildend, beobachtet wird.

Im Jahre 1904 entwickelte sich in einem kleinen Aquarium meines Laboratoriums in großer Menge *Cosmarium Meneghinii*. Ich versuchte wiederholt diese Alge rein zu kultivieren. Dies erreichte ich allerdings nicht, dagegen gelang es mir bei diesen Versuchen eine *Chlorella* zu isolieren. Die Alge ist morphologisch der *Chlorella vulgaris* Br. ähnlich, physiologisch aber unterscheidet sie sich nicht nur von *Chlorella vulgaris* Br., sondern auch von anderen bekannten *Chlorella*-Arten. Auf Grund der Merkmale, die ich unten anführe, bin ich geneigt, diese *Chlorella* für eine neue ernährungs-physiologische Art zu betrachten, der ich den Namen *Chlorella communis* beilege.

Zunächst werde ich *Chlorella communis* physiologisch charakterisieren, um dann zu den Versuchen überzugehen, die ich mit ihr in bezug auf die Konzentrationsverhältnisse angestellt habe.

2. Der Nährwert verschiedener Stickstoffquellen.

1. Versuchsreihe.

Die Grundnährlösung für diese Versuchsreihe hatte folgende Zusammensetzung:

Glukose	1 %,
K_2HPO_4	0,1,
$MgSO_4$	0,025,
$FeCl_3$	Spur.

Reaktion der Nährlösung: Sehr schwach alkalisch. Zu dieser Grundnährlösung gab ich jedesmal die zu prüfenden Stickstoffverbindungen hinzu, nämlich:

1. Pepton „Witte",
2. Glykokoll [CH_2 (NH_2) (CO_2H)],
3. Alanin [CH_3CH (NH_2) $COOH$],
4. Asparagin [C_2H_3 (NH_2) ($CONH_2$) (CO_2H)],
5. Harnstoff [CO $(NH_2)_2$],
6. Harnsäure [$C_5H_4N_4O_3$],
7. Ammoniumsulfat [$(NH_4)_2$ SO_4],
8. Ammoniumnitrat [NH_4NO_3],
9. Calciumnitrat [Ca $(NO_3)_2$],
10. Kaliumnitrat [KNO_3],
11. Kaliumnitrit [KNO_2].

Von Harnstoff und Harnsäure wurden 0,1 g auf 100 ccm der Nährlösung gegeben; von KNO_2 — 0,25 g; von den übrigen Verbindungen — 0,5 g.

Zu den Versuchen wurden niedrige Erlenmeyersche Kölbchen verwendet. Für jede N-Verbindung wurden vier Kölbchen bestimmt und jedes Kölbchen mit 50 ccm der Nährlösung beschickt. Vier Kontrollkölbchen blieben ohne Zusatz einer N-Verbindung.

Dreifache Sterilisation im Kochschen Apparate. Zimmertemperatur. Die Versuche wurden angestellt im Lichte, bei CO_2-Zutritt, und im Dunkeln, ausgenommen sind diejenigen mit KNO_2, Harnstoff und Harnsäure, mit denen nur im Lichte operiert wurde.

Das Impfmaterial stammte aus einer 14 Tage alten Kultur. Anfang der Versuche: 21. 4. 05. Versuchsdauer: 23 Tage. Es ergaben sich folgende Resultate:

Kontrollversuch.

α. Im Lichte. Eine sehr geringe Menge; in einigen Kölbchen eine geringe Menge. Algenmasse hellgrün.

β. Im Dunkeln. Eine sehr geringe Menge. Algenmasse blaßgrün.

1. Pepton.

α. Im Lichte. Eine geringe Menge. Der Boden der Kulturkölbchen war mit einer dünnen blaßgrünen Algenschicht bedeckt. Nach langem Stehen — eine mäßige Menge.

β. Im Dunkeln. Eine geringe Menge. Etwas weniger als in der Lichtkultur. Algenmasse blaßgrün.

2. Glykokoll.

α. Im Lichte. Eine große Menge, schon nach 14 Tagen. Der Boden der Kulturkölbchen war mit einer dicken, dunkelgrünen Algenschicht bedeckt.

β. Im Dunkeln. Eine ziemlich große Menge. Algenmasse blaßgrün.

3. Alanin.

α. Im Lichte. Eine große Menge, schon nach 14 Tagen. Algenmasse lebhaft grün.

β. Im Dunkeln. Eine ziemlich große Menge. Algenmasse blaßgrün.

4. Asparagin.

α. Im Lichte. Eine ziemlich große Menge. Etwas weniger als mit Glykokoll und Alanin. Algenmasse hellgrün.

β. Im Dunkeln. Eine mäßige und in einigen Kölbchen eine ziemlich große Menge. Algenmasse blaßgrün.

5. Harnstoff. Eine mäßige Menge. Algenmasse hellgrün und später dunkelgrün. Nach langem Stehen — eine ziemlich große Menge.

6. Harnsäure. Eine geringe Menge. Algenmasse blaßgrün. Beinahe ebensoviel wie im Kontrollversuch. Nach langem Stehen (etwa 2 Monate) — eine mäßige Menge.

7. Ammoniumsulfat.

α. Im Lichte. Eine große Menge schon nach 14 Tagen. Algenmasse dunkelgrün.

β. Im Dunkeln. Eine ziemlich große Menge. Algenmasse hellgrün.

8. Ammoniumnitrat.

α. Im Lichte. Eine große Menge schon nach 14 Tagen. Algenmasse dunkelgrün.

β. Im Dunkeln. Eine ziemlich große Menge. Algenmasse hellgrün.

9. Calciumnitrat.

α. Im Lichte. Eine ziemlich große Menge. Algenmasse lebhaft grün. Weniger als mit Glykokoll und Alanin, aber mehr als mit Asparagin. Die Entwicklung geht langsamer vor sich, als mit NH_4NO_3.

β. Im Dunkeln. Eine mäßige bis ziemlich große Menge.

10. Kaliumnitrat.

α. Im Lichte. Eine ziemlich große Menge. Algenmasse lebhaft grün. Die Entwicklung geht langsamer vor sich, als mit NH_4NO_3.

β. Im Dunkeln. Eine mäßige bis ziemlich große Menge. Algenmasse blaßgrün.

11. Kaliumnitrit. Eine mäßige bis ziemlich große Menge. Algenmasse dunkelgrün. Nach längerem Stehen — eine große Menge.

Nach diesen Versuchen sind die besten Stickstoffquellen für *Chlorella communis:* Glykokoll, Alanin, Ammoniumsulfat und Ammoniumnitrat; weiter folgen: Asparagin, Calciumnitrat und Kaliumnitrat, dann Kaliumnitrit, Harnstoff und endlich Pepton. Harnsäure kann schwerlich als N-Quelle dienen. Die Entwicklung geht bei Licht besser vor sich, als im Dunkeln. Die Chlorophyllbildung ist auch bei dieser Alge im Dunkeln schwächer.

Beachtenswert ist außerdem die Versuchsdauer. Nach einer gewissen Zeit (1—2 Monate) kommen zB. die Kulturen mit NH_4NO_3 zum Stillstand, diejenigen mit KNO_3 dagegen entwickeln sich weiter und können das gleiche Wachstumsniveau erreichen, wie die ersteren.

Am Schluß der Versuche mit NH_4NO_3 zeigte es sich, daß die anfänglich schwach alkalische Nährflüssigkeit schwach sauer reagierte. Die KNO_3 enthaltende Nährflüssigkeit bleibt alkalisch. Vielleicht läßt sich dies dahin auslegen, daß die Alge bei der Ernährung mit NH_4NO_3 mehr NH_3 verbraucht, und die übrig bleibende HNO_3 die sauere Reaktion hervorruft.

Die Versuche mit Calciumnitrat und Kaliumnitrat haben ähnliche Resultate in bezug auf die entwickelte Algenmasse gegeben. Aus einer anderen Versuchsreihe, die gleichzeitig mit $CaCl_2$ in der Quantität von 0,005—0,025% und ohne Calcium angestellt wurde, ging hervor, daß die Alge unter beiden Bedingungen ganz gleichmäßig wächst. Calcium übt also keinen merklichen Einfluß auf die Entwicklung aus. Ich möchte hier an die Versuche von Molisch, Benecke und Knörrich erinnern, die gezeigt haben, daß die von ihnen untersuchten Algen ganz ohne Calcium zu wachsen imstande sind. In gewissem Gegensatz zu dieser Tatsache stehen die Versuche von Adjarof. Nach diesem Forscher befördert das Calcium das Wachstum der von ihm geprüften Algen *(Stichococcus* und *Chlorella).* Nach Frank (p. 13) ist Calcium für *Chlamydomonas tingens* unumgänglich notwendig.

Ähnliche Versuche wie mit *Chlorella* stellte ich noch mit *Stichococcus bacillaris* an. Sie lieferten dieselben Resultate, und

ich füge jetzt zur Nährlösung für *Stich. bacill.* keine Calciumverbindung mehr hinzu.

2. Versuchsreihe.

Bei dieser Versuchsreihe wurde Nährflüssigkeit verwendet, jedoch ohne Glukose hinzuzufügen. Durch diese Versuche sollte festgestellt werden, welcher Nährwert den verschiedenen N-Quellen bei Gegenwart und Abwesenheit von Glukose zukommt.

Die Versuche wurden im Lichte angestellt. Das Impfmaterial stammte aus einer 12 Tage alten Kultur. Als Stickstoffquellen dienten folgende Verbindungen:

1. Pepton „Witte“. 2. Ammoniumnitrat. 3. Calciumnitrat. 4. Kaliumnitrat. 5. Kaliumnitrit. 6. Harnstoff.

Von den N-Verbindungen wurden 5 g auf 1 Liter Nährlösung gegeben; vom Harnstoff 1 g auf 1 Liter. In den Versuchen mit NH_4NO_3 wurde zum Vergleich Glukose zugefügt. Anfang der Versuche: 15. VI. 05. Versuchsdauer: 28 Tage. Am Schlusse dieser Versuchsreihe waren folgende Resultate zu konstatieren:

Kontrollversuch (ohne Zusatz der N-Verbindung). Eine sehr geringe Menge. Algenschicht blaßgrün.

1. Pepton. Eine sehr geringe bis geringe Menge.
2. Ammoniumnitrat.

α. Ohne Glukose. Eine geringe Menge und in einigen Kölbchen eine mäßige Menge.

β. Mit Glukose. Eine große Menge. Schnellere Entwicklung.

3. Calciumnitrat. Eine geringe bis mäßige Menge.
4. Kaliumnitrat. Eine geringe bis mäßige Menge. Ebensoviel wie mit NH_4NO_3 (ohne Glukose), in einem Kölbchen sogar etwas mehr.
5. Kaliumnitrit. Eine geringe Menge. Nach langem Stehen — eine ziemlich große Menge. Algenmasse dunkelgrün.
6. Harnstoff. Eine sehr geringe Menge.

Aus diesen Versuchen folgt, daß die Höhe des Nährwertes verschiedener N-Quellen bis zu gewissem Grade von der Gegenwart der Glukose abhängig ist. Bei Gegenwart von Glukose ist zB. NH_4NO_3 sicher eine bessere N-Quelle als KNO_3; bei Abwesenheit der Glukose, d. h. bei der autotrophen Ernährung, haben beide

Stoffe denselben Nährwert oder es scheint sogar KNO_3 bevorzugt zu werden.

Die Versuche mit *Stichoc. bacillaris* haben die gleichen Resultate ergeben. Vielleicht läßt sich dieses Ergebnis verallgemeinern. Bei heterotropher Ernährung ziehen die Algen, ähnlich den meisten Pilzen, das Ammoniumnitrat vor; bei autotropher Ernährung dagegen verbrauchen sie, ähnlich den übrigen grünen Pflanzen, lieber die Nitrate.

Bei Gegenwart von Glukose ist Harnstoff eine ziemlich gute N-Quelle, bei Abwesenheit derselben — eine schlechte. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß die Algenmenge mit KNO_2, sofern Glukose fehlt, nach langem Stehen beinahe das gleiche Wachstumsniveau erreicht, wie wenn Glukose zugegen ist.

3. Der Nährwert verschiedener Kohlenstoffverbindungen.

Die Grundnährlösung hatte folgende Zusammensetzung:

NH_4NO_3 . . . 0,25 %,
KH_2PO_4 0,2,
$MgSO_4$ 0,025,
$FeCl_3$ . . . . . Spur.

Die Lösung wurde mit etwas Natriumkarbonatlösung neutralisiert.

Als C-Quellen dienten folgende Verbindungen:

Mehrwertige Alkohole: Glyzerin, Erythrit, Mannit und Dulcit.

Monosaccharide: Pentosen: Arabinose, Xylose und Rhamnose.

Hexosen: Glukose, Mannose, Galaktose und Fruktose.

Disaccharide: Saccharose, Maltose und Laktose.

Trisaccharide: Raffinose. Polysaccharide: Inulin. Von jeder dieser zu prüfenden Verbindungen kamen 10 g auf 1 Liter Nährflüssigkeit. Vier Kontrollkölbchen waren ohne Zusatz einer C-Quelle.

Die Versuchsanordnung war wie früher: Im Lichte bei CO_2-Zutritt und im Dunkeln.

Anfang der Versuchsreihe: 7. VII. 05. Schluß: 8. VIII. 05. Das Impfmaterial stammte aus einer zehn Tage alten Kultur. Die Resultate waren die folgenden:

Kontrollversuch (ohne Zusatz einer C-Quelle).

α. Im Lichte. Eine geringe bis mäßige Menge.

β. Im Dunkeln. Kaum merkliche Entwicklung.

1. Glyzerin.

α. Im Lichte. Eine mäßige Menge. Dünne, lebhaft grüne Algenschicht, in der Mitte etwas dicker.

β. Im Dunkeln. Eine geringe Menge. Dünne blaßgrüne Algenschicht.

2. Erythrit.

α. Im Lichte. Eine mäßige Menge.

β. Im Dunkeln. Eine geringe Menge. Algenmasse blaßgrün.

3. Mannit.

α. Im Lichte. Eine mäßige Menge.

β. Im Dunkeln. Eine geringe Menge.

4. Dulcit.

α. Im Lichte. Eine geringe Menge.

β. Im Dunkeln. Eine ganz geringe Menge. Algenmasse fast farblos.

5. Arabinose.

α. Im Lichte. Kaum eine Entwicklung.

β. Im Dunkeln. Keine Entwicklung.

6. Xylose.

α. Im Lichte. Kaum eine Entwicklung.

β. Im Dunkeln. Keine Entwicklung.

7. Rhamnose.

α. Im Lichte. Eine geringe Menge.

β. Im Dunkeln. Eine ganz geringe Menge.

8. Glukose.

α. Im Lichte. Eine große Menge. Eine dicke dunkelgrüne Algenschicht.

β. Im Dunkeln. Eine ziemlich große Menge. Algenmasse gelblich grün.

9. Mannose.

α. Im Lichte. Kaum eine Entwicklung.

β. Im Dunkeln. Keine Entwicklung.

10. Galaktose.

α. Im Lichte. Eine große Menge. Eine dicke dunkelgrüne Algenschicht.

β. Im Dunkeln. Eine ziemlich große Menge. Algenmasse hellgrün.

11. Fruktose.

α. Im Lichte. Eine ziemlich große bis große Menge. Algenmasse lebhaft grün.

β. Im Dunkeln. Eine mäßige Menge. Algenmasse blaßgrün.

12. Saccharose.

α. Im Lichte. Eine große Menge.

β. Im Dunkeln. Eine ziemlich große Menge. Algenmasse hellgrün.

13. Maltose.

α. Im Lichte. Eine ziemlich große Menge. Algenmasse dunkelgrün.

β. Im Dunkeln. Eine mäßige Menge. Algenmasse hellgrün.

14. Laktose.

α. Im Lichte. Eine große Menge.

β. Im Dunkeln. Eine ziemlich große Menge.

15. Raffinose.

α. Im Lichte. Eine ziemlich große Menge.

β. Im Dunkeln. Eine mäßige Menge.

16. Inulin.

α. Im Lichte. Eine ziemlich große Menge.

β. Im Dunkeln. Eine mäßige Menge.

Die besten C-Quellen für *Chl. communis* sind also: Glukose, Galaktose, Saccharose und Laktose; weiter folgen: Fruktose, Maltose, Raffinose und Inulin. In Gegenwart von Glyzerin, Mannit und Erythrit wächst diese Alge mäßig im Lichte und schwach im Dunkeln. Rhamnose und Dulcit können als C-Quelle schwerlich Verwendung finden; in Gegenwart von Xylose, Arabinose und Mannose wächst die Alge nicht.

Ich schließe noch einen Vergleich mit einigen anderen Algen hier an.

Chl. protothecoides entwickelt sich, nach Krüger, gut in Glukose, Galaktose und Glyzerin; mittelmäßig in Maltose und Laktose; Rohrzucker, Mannit und Inulin stellen für diese Alge keine C-Quellen dar. Nach Beijerinck wächst *Chlorella vulgaris* ausgezeichnet in Glukose, Saccharose und Maltose, und wie Chick angibt, gedeiht *Chl. pyrenoidosa* in Glukose, aber nicht in Saccharose und Laktose. Nach meinen Untersuchungen (III) verhält

sich *Stich. bacillaris* bei den verschiedenen C-Quellen in gleicher Weise wie *Chl. communis;* für Flechtengonidien sind Glukose, Maltose und Mannit die besten C-Quellen; weiter folgen: Fruktose, Saccharose und Inulin; in Glyzerin und Erythrit entwickelt sich die Alge schwächer.

Hiermit wäre das Verhalten von *Chl. communis* zu den N- und C-Quellen gekennzeichnet. Auf Grund der noch später zu besprechenden Versuche läßt sich erkennen, daß für *Chl. communis* die alkalische Reaktion der Nährlösung günstiger wirkt. Das physiologische Charakteristikum der Alge ist also hierdurch genügend bestimmt. Vergleichen wir jetzt *Chl. communis* mit anderen *Chlorella*-Arten, soweit Untersuchungen in dieser Hinsicht vorliegen.

4. Vergleichende Übersicht der *Chlorella*-Arten.

Chlorella-Arten	Das Verhalten zu den N-Quellen	Das Verhalten zu den C-Quellen	Morphologische Ergebnisse
Chlorella vulgaris Beijerinck.	Pepton ist die beste N-Quelle	Glukose, Saccharose und Maltose sind gute C-Quellen.	Durchmesser der Zellen 3—8 μ.
Chlorella vulgaris, untersucht von Grintzesco.	Als N-Quelle diente $Ca(NO_3)_2$. Pepton wird von der Alge vertragen, fördert aber das Wachstum nicht.	Glukose fördert das Wachstum.	Das Pyrenoid ist mehr oder weniger deutlich.
Chlorella protothecoides Krüger.	Als N-Quellen dienten: Pepton, Ammoniumsalze, Asparagin. Nitrate werden nicht assimiliert.	Die C-Quellen sind: Glukose, Galaktose, Maltose, Laktose, Dextrin, Glyzerin. Mit Saccharose, Mannit und Inulin — schwaches Wachstum, ganz wie beim Fehlen einer C-Quelle.	Durchmesser der Zellen 7—16 μ.
Chlorella sp. Knörrich.	Die guten N-Quellen sind: Pepton und Ammoniumsalze $[(NH_4)_2HPO_4]$. Nitrate weniger gut.	—	—
Chlorella pyrenoidosa Chick.	Die besten N-Quellen sind: Harnstoff und Harnsäure; weiter Xanthin, Pepton, Asparaginsäure, Hippursäure und Ammoniumsalze, die besser als Nitrate sind.	C-Quelle — Glukose. Dieselbe kann nicht durch Saccharose und Laktose ersetzt werden.	Die Zellen enthalten ein deutliches Pyrenoid.

Chlorella-Arten	Das Verhalten zu den N-Quellen	Das Verhalten zu den C-Quellen	Morphologische Ergebnisse
Chlorella communis Artari.	Die N-Quellen sind: Glykokoll, Alanin, Ammoniumsalze, weiter Asparagin, Nitrate, Nitrite, Harnstoff. Mit Pepton — schwache Entwicklung. Harnsäure kann schwerlich als N-Quelle gelten.	Die C-Quellen sind: Glukose, Galaktose, Saccharose und Laktose; weiter Fruktose, Maltose, Raffinose u. Inulin. Mit Glyzerin, Mannit und Erythrit — mäßige Entwicklung. Rhamnose und Dulcit — schlechte C-Quellen. Mit Xylose, Arabinose und Mannose wächst die Alge nicht.	Der Durchmesser der Zellen ist verschieden, je nach Ernährungs- u. Konzentrationsbedingungen, er beträgt 3—15 μ.

5. Zur Frage der physiologischen Rassen und Arten von *Chlorella*.

Aus vorstehender Tabelle ist zu ersehen, daß *Chlorella communis* der *Chlorella pyrenoidosa* Chick am nächsten steht. Beide Algen unterscheiden sich aber durch ihr Verhalten zu Pepton, Harnstoff und Harnsäure, und ebenso zu Rohrzucker und Milchzucker. Die Alge, welche durch Chick beschrieben wurde, wird besonders durch ihr Verhalten zu Harnstoff und Harnsäure charakterisiert. Chick hat diese Form aus den Abwässern isoliert, und die physiologische Eigenschaft dieser Alge ist wahrscheinlich eine Folge der Anpassung an besondere Lebensbedingungen. Chick macht darauf aufmerksam, daß *Chlorella pyrenoidosa* immer ein deutliches Pyrenoid aufweist. Ich lege weniger Gewicht auf dieses Merkmal; denn das Pyrenoid kommt wahrscheinlich bei allen *Chlorella*-Arten vor, nur ist es nicht immer deutlich erkennbar. *Chl. communis* hat ein kleines, nicht immer deutliches Pyrenoid.

Alle bis jetzt beschriebenen *Chlorella*-Arten sind morphologisch ähnlich, oder sie werden durch undeutliche und unsichere Merkmale unterschieden, die nicht stichhaltig sind; dagegen sind die physiologischen Merkmale stärker ausgeprägt. Die Systematik der Pflanzen beruht auf ihren morphologischen Merkmalen. Deshalb wäre ich geneigt, die von mir isolierte Form für eine physiologische Rasse von *Chlorella vulgaris* zu halten. In diesem Falle jedoch wäre es notwendig, die übrigen *Chlorella*-Arten zu kassieren, ein Verfahren, das deswegen unpraktisch wäre, weil diese Nomenklatur in der Wissenschaft fest eingebürgert ist. Ich schließe mich des-

halb den meisten Autoren an und führe die von mir gefundene Form als neue Art auf. Hierbei will ich dieselbe als eine physiologische oder biologische Art aufgefaßt wissen, ebenso wie neuerdings solche ernährungsphysiologische Arten in verschiedenen Pilzgruppen unterschieden werden.

Jedenfalls stellt *Chlorella* insofern einen interessanten Organismus dar, als bei gleichbleibenden morphologischem Typus unter den direkten Einflüssen verschiedener Lebensbedingungen eine Spaltung in viele physiologische Gruppen stattgefunden hat, welche von einander unterschieden werden. Es ist noch eine offene Frage, wie weit diese physiologischen Gruppen konstant sind. Ich versuchte, meine *Chlorella* mit Hilfe der Überimpfungen in schwachen Peptonlösungen zu kultivieren. Auf diese Weise erhielt ich ziemlich gute Kulturen; nach sechs monatlichen Versuchen zeigte es sich jedoch, daß die Alge die Ammoniumsalze dem Pepton entschieden vorzog. Wahrscheinlich kommen in der Natur nicht nur scharf begrenzte physiologische Gruppen vor, sondern in dieser Hinsicht auch Gruppen mit unklaren, wechselnden Merkmalen.

Oltmanns hat in seinem Werke: „Morphologie und Biologie der Algen“ die Frage gestellt: „Wieviel *Zoochlorella*-Arten gibt es“ (p. 367). Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß die verschiedenen *Chlorella*-Formen, die in Symbiose mit niederen Tieren leben, auch besondere physiologische Eigentümlichkeiten aufweisen. Weitere Untersuchungen in dieser Richtung sind jedenfalls sehr erwünscht.

6. Versuche mit verschiedenen Konzentrationen von Nährstoffen.

A. Konzentrationen der Stickstoffverbindungen.

a) Konzentrationen des Ammoniumnitrates.

Die Versuchsanstellung war die bisherige: Licht bei CO_2-Zutritt. Zimmertemperatur. Die Grundnährlösung war von folgender Zusammensetzung: 1% Glukose + 0,1 K_2HPO_4 + 0,025 $MgSO_4$ + $FeCl_3$ (Spur).

Auf je 100 ccm dieser Nährlösung wurde Ammoniumnitrat in folgenden Mengen hinzugefügt: 0; 0,05; 0,1; 0,25; 0,5; 1; 2; 3; und 5 g. Das Impfmaterial stammte aus einer 10 Tage alten Kultur.

Versuchsdauer: 35 Tage. Die Versuchsresultate waren die folgenden:

Konzentration %	Vermehrungsmenge
0	Eine sehr geringe bis geringe Menge.
0,05	Eine große Menge. Die Entwicklung geht etwas langsamer vor sich, als bei 0,1—0,5%.
0,1 0,25 0,5	Eine große Menge schon nach 12 Tagen.
1	Eine große Menge. Etwas langsamere Entwicklung als bei 0,5%.
2	Eine geringe Menge.
3	Eine geringe Menge.
5	Kaum merkliche Entwicklung.

Die Grenzkonzentration liegt also in der Nähe von 5%.

b) Konzentrationen von Kalisalpeter.

Versuchsanordnung wie oben. Die Versuche wurden mit folgenden Konzentrationen angestellt: 0; 0,5; 1; 3; 5 und 8%.

Versuchsdauer: 35 Tage. Die Resultate waren folgende:

Konzentration %	Vermehrungsmenge
0	Eine sehr geringe Menge.
0,5	Eine große Menge.
1	Eine große Menge.
3	Eine ziemlich große Menge.
5	Eine geringe bis mäßige Menge.
8	Kaum merkliche Entwicklung.

Die Grenzkonzentration liegt also in der Nähe von 8%.

c) Konzentrationen von KNO_2.

Versuchsanordnung wie oben. Die Versuche wurden mit folgenden Konzentrationen angestellt: 0; 0,25; 0,5; 1; 2; 3 und 4%.

Versuchsdauer: 35 Tage. Die Versuchsresultate waren folgende:

Konzentration %	Vermehrungsmenge
0	Eine sehr geringe Menge.
0,25	Eine große Menge. Dicke, dunkelgrüne Algenschicht.
0,5	Eine große Menge.
1	Eine ziemlich große Menge.
2	Eine mäßige Menge.
3	Eine sehr geringe bis geringe Menge.
4	Keine merkliche Entwicklung.

Die Grenzkonzentration liegt also in der Nähe von 4%.

Die Tatsache, daß *Chlorella communis* fähig ist, so starke Konzentrationen dieses Salzes zu vertragen, ist insofern bemerkenswert, als die Versuche mit anderen Organismen negative Resultate schon bei schwächeren Konzentrationen gegeben haben (siehe darüber Czapek, II, Bd., p. 914).

Einige Worte über den Einfluß der Konzentrationen des Harnstoffes auf die Entwicklung möchte ich noch hier anfügen. Für diese Versuche wurde der Harnstoff in folgenden Konzentrationen angewendet: 0,1; 0,25; 0,5 und 1%. Es zeigte sich, daß die Entwicklung in den Lösungen von 0,1—0,25% am schnellsten vor sich geht. Nach 40 Tagen hat sich die Algenmenge in allen Lösungen ausgeglichen.

B. Konzentrationen der Zuckerarten.

a) Glukose.

Für die Grundnährlösung wurde folgende Zusammensetzung gewählt:

NH_4NO_3 . . . 0,25%,
K_2HPO_4 . . . 0,1
$MgSO_4$ 0,025,
$FeCl_3$ . . . . Spur.

Auf je 100 ccm dieser Lösung wurden an Glukose nachstehende Quantitäten zugesetzt: 0; 0,005; 0,01; 0,05, 0,1; 0,5; 1; 2; 3; 5; 8; 10; 12; 15; 20; 22 und 25 g.

Die Versuchsanstellung war diejenige, wie sie bereits oben angegeben: Licht bei CO_2-Zutritt. Zimmertemperatur. Das Impfmaterial stammte aus einer 12 Tage alten Kultur. [Als Nährlösung: 0,5% NH_4NO_3 + 1% Glukose + 0,1 K_2HPO_4 + 0,025 $MgSO_4$ + $FeCl_3$ (Spur)].

Anfang der Versuche: 16. XII. 04.

Die Versuchsresultate waren folgende.

22. XII. 04 (6 Tage nach der Impfung).

Konzentration %	Vermehrungsmenge
0	Kaum merkliche Entwicklung.
0,005	Kaum merkliche Entwicklung.
0,01	Eine sehr geringe Menge.

Konzentration %	Vermehrungsmenge
0,05	Eine sehr geringe Menge. Der Boden der Kölbchen war hie und da mit einer ganz dünnen Algenschicht bedeckt.
0,1—5	Eine geringe Menge. Der Boden der Kolben war mit einer dünnen Algenschicht bedeckt. In 0,5—2% etwas mehr, als in den übrigen Kölbchen.
8	Eine sehr geringe Menge. Weniger als bei 5%.
10	Eine sehr geringe Menge.
12	Kaum merkliche Entwicklung.
15	Keine merkliche Entwicklung.
20	Desgl.
22	Desgl.
25	Desgl.

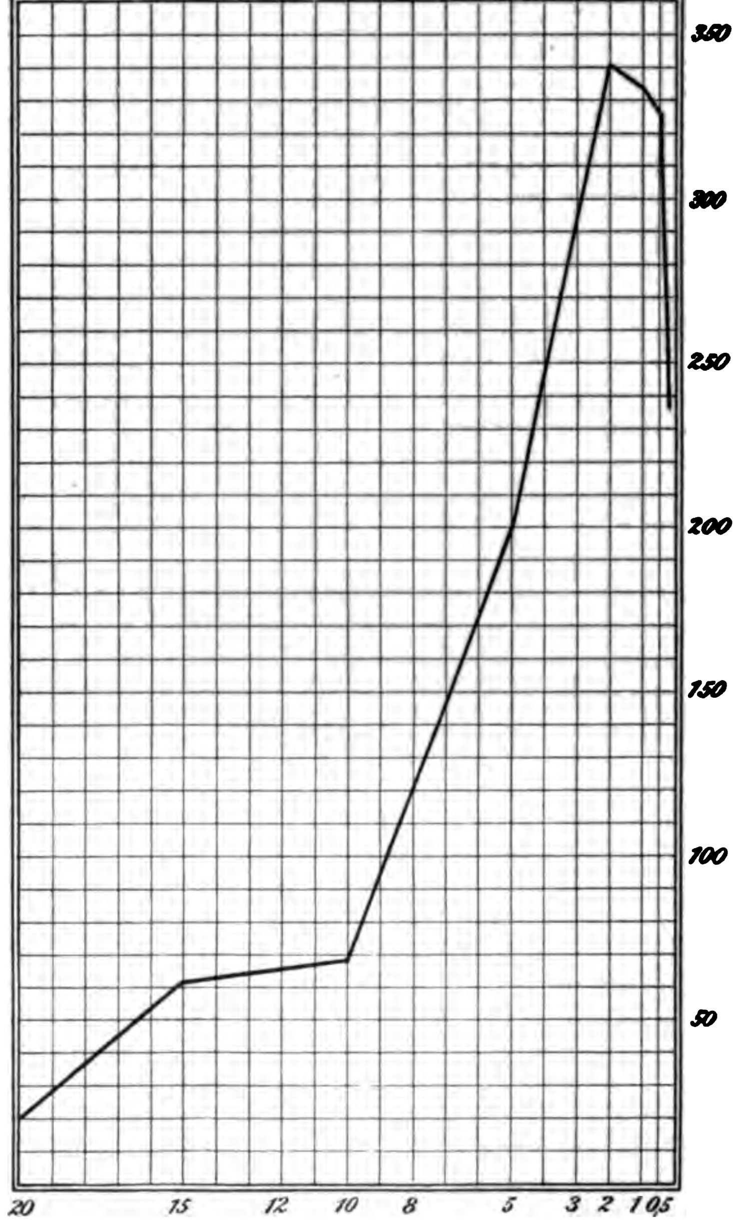
28. XII. 04 (12 Tage nach der Impfung).

Konzentration %	Vermehrungsmenge
0	Kaum merkliche Entwicklung.
0,005	Eine ganz geringe Menge.
0,01	Eine geringe Menge.
0,05—0,5	Eine mäßige bis ziemlich große Menge. Der Boden der Kölbchen war mit einer ziemlich dicken, lebhaft grünen Algenschicht bedeckt.
1—5	Eine große Menge. Eine dicke, dunkelgrüne Algenschicht.
8	Eine ziemlich große Menge. Eine dünnere Algenschicht.
10	Eine mäßige Menge. Weniger als bei 8%.
12	Eine geringe Menge.
15	Eine sehr geringe Menge.
20	Eine sehr geringe Menge. Weniger als bei 15%.
22	Kaum merkliche Entwicklung.
25	Keine merkliche Entwicklung.

9. I. 05 (24 Tage nach der Impfung).

Konzentration %	Vermehrungsmenge
0	Eine sehr geringe Menge.
0,005	Eine geringe Menge.
0,01	Eine geringe Menge. Etwas mehr als bei 0,005%.
0,05	Eine große Menge. Bedeutend mehr als bei 0,01%.
0,1—12	Eine große Menge. Eine dicke, dunkelgrüne Algenschicht.
15	Eine mäßige bis ziemlich große Menge.
20	Eine geringe bis mäßige Menge. Weniger als bei 15%.
22	Eine sehr geringe Menge.
25	Keine merkliche Entwicklung.

Nach zwei Monaten war die Algenmenge in den Lösungen von 0—0,01% größer, doch erreichte sie nicht das Stadium der



Entwicklung wie bei den starken Konzentrationen (0,05—12). In den letzteren vergrößerte sich auch die Zahl der Zellen. In den

Lösungen von 15—20 % wurde ein geringer Zuwachs beobachtet.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß der Einfluß der Glukose auf die Entwicklung in sehr schwachen Konzentrationen gering ist. Von 0,05 % an verstärkt sich der Einfluß der Glukose, und diese Steigerung setzt sich bis zu 2 % fort; bei Anwendung noch stärkerer Konzentrationen geht die Vermehrungstätigkeit zurück, und endlich bei etwa 22 % stellt die Alge das Wachstum ein.

Mit Hilfe der Zählkammer läßt sich dieser Einfluß genauer und anschaulicher feststellen.

Ich führe hier eine Tabelle von Zahlen an, welche Aufschluß gibt über die 24 Tage nach der Impfung berechnete Zahlenmenge. Die Zahl der Zellen bezieht sich auf 1 ccm und ist in Millionen ausgedrückt.

0	0,005	0,05	0,05	0,1	0,5	1	2	3	5	8	10	12	15	20	22
—	—	54,2	171,6	236,4	323,2	334,8	340,8	302,2	200,8	114,8	67,6	64,8	61,2	21,2	—

Durch die nebenstehende Kurve sind die geschilderten Verhältnisse graphisch dargestellt.

b) Galaktose.

Bei diesen Versuchen handelt es sich nur um starke Konzentrationen, da hier die Absicht zugrunde lag, die Grenzkonzentration zu bestimmen.

Die Versuchsanordnung war wie bei Glukose. Auf je 100 ccm der Grundnährlösung kamen an Galaktose für die verschiedenen Lösungen: 12, 15, 20 und 25 g.

Das Impfmaterial stammte aus einer 12 Tage alten Kultur. Versuchsdauer: 45 Tage.

Die Versuchsresultate waren die folgenden:

Konzentration %	Vermehrungsmenge
12	Eine ziemlich große Menge.
15	Eine mäßige Menge. Eine dünne Algenschicht mit einer dichteren Partie in der Mitte.
20	Eine geringe Menge. Dünne, lebhaft grüne Algenschicht. Bei der Überimpfung in 1 % Glukoselösung wurde nach sechs Tagen die Entwicklung beobachtet.
25	Kaum merkliche Entwicklung.

Die Grenzkonzentration liegt also etwa bei 20 %.

c) Fruktose.

Versuchsanstellung wie bei Galaktose. Die Resultate waren die folgenden:

Konzentration %	Vermehrungsmenge
12	Eine ziemlich große Menge.
15	Eine mäßige Menge. Fast ebensoviel wie in 35% Laktose.
20	Eine sehr geringe und in zwei Kölbchen eine geringe Menge.
25	Keine merkliche Entwicklung.

Die Grenzkonzentration liegt demnach etwa bei 20%.

d) Saccharose.

Die Saccharoseversuche sind ebenfalls nur mit starken Konzentrationen ausgeführt worden. Die Grundnährlösung hatte folgende Zusammensetzung: 0,25% $NH_4NO_3 + 0,1\ K_2HPO_4 + 0,025\ MgSO_4 + FeCl_3$ (Spur).

Auf je 100 ccm dieser Lösung kam Rohrzucker in folgender Abstufung: 20, 25, 30, 35, 40 und 45 g.

Für jede Konzentration waren 3 Kölbchen mit Organismen und 2 Kontrollkölbchen (ohne Algen) bestimmt. Jedes Kölbchen enthielt 50 ccm der Nährlösung. Zimmertemperatur. Lichtkultur, bei CO_2-Zutritt. Das Impfmaterial stammte aus einer 10 Tage alten Kultur [Nährlösung derselben: 0,25% NH_4NO_3 + 1% Glukose + anorg. Salze].

Anfang der Versuchsreihe: 19. III. 05.

Als Versuchsresultate sind folgende anzuführen:

26. III. 05 (7 Tage nach der Impfung).

Konzentration %	Vermehrungsmenge
20	Eine sehr geringe Menge. Dünne, durchsichtige Algenschicht.
25	Eine sehr geringe Menge.
30	Kaum merkliche Entwicklung.
40	Keine merkliche Entwicklung.
45	Desgl.

2. IV. 05 (14 Tage nach der Impfung).

Konzentration %	Vermehrungsmenge
20	Eine geringe Menge.
25	Desgl.

(Fortsetzung der Tabelle vom 2. IV. 05.)

Konzentration %	Vermehrungsmenge
30	Kaum merkliche Entwicklung.
40	Keine merkliche Entwicklung.
45	Desgl.

27. IV. 05 (39 Tage nach der Impfung).

Konzentration %	Vermehrungsmenge
20	Eine ziemlich große Menge. Ziemlich dicke, lebhaft grüne Algenschicht.
25	Eine ziemlich große Menge.
30	Eine ziemlich große Menge. Etwas weniger als bei 25%.
35	Eine mäßige Menge. Eine dünne, lebhaft grüne Algenschicht. Weniger als bei 30%.
40	Eine sehr geringe bis geringe Menge. Bedeutend weniger als bei 35%.
45	Keine merkliche Entwicklung.

Die Grenzkonzentration liegt also etwa bei 40%.

Bei der Prüfung des Inhalts einiger Kölbchen nach Abschluß dieser Versuche konnte kein Invertzucker oder nur Spuren desselben nachgewiesen werden. Anderseits ergaben weitere Untersuchungen:

Kölbchen mit Organismen:

In der 20% Nährlösung . . 2,5% Invertzucker
„ „ 25% „ . . 1,3% „

Kölbchen ohne Organismen:

In der 20% Nährlösung . . 0,2% Invertzucker
„ „ 25% „ . . 0,25% „

e) Laktose.

Versuchsanordnung wie bei Saccharose.

Die Resultate waren die folgenden:

Konzentration %	Vermehrungsmenge
30	Eine ziemlich große Menge.
35	Eine mäßige bis ziemlich große Menge. Eine ziemlich dicke, lebhaft grüne Algenschicht. Zellen rund, lebhaft grün, bis 10 μ im Durchmesser, mit einem oder vielen körnigen Chromatophoren.
40	Eine sehr geringe bis geringe Menge. In einigen Kölbchen kristallisierter Zucker.

Die Grenzkonzentration liegt demnach ungefähr bei 40%.

C. Konzentrationen der Dikaliumhydro- und Kaliumdihydrophosphate [K_2HPO_4 und KH_2PO_4].

Der Einfluß der Konzentrationen dieser Salze äußert sich in zweierlei Hinsicht. Erstens wirkt jedes dieser Salze je nach der Konzentration schwächer oder stärker osmotisch; zweitens verursachen die Salze sauere resp. alkalische Reaktion der Nährlösung. Ich habe schon den Einfluß der Salze auf die Reaktion der Lösungen hervorgehoben.

Außerdem sind jedoch meinerseits besondere Parallelversuche ausgeführt worden, die das Verhältnis zwischen der Entwicklung dieser Alge zu der Reaktion der Nährlösung feststellen sollten. Die Nährlösungen der Versuchsreihe enthielten entweder 0,2% K_2HPO_4 oder 0,2 KH_2PO_4. Aus den Resultaten geht hervor, daß in der alkalischen Lösung die Entwicklung energischer vor sich geht, und die Algenmasse im Laufe der Versuchszeit (18 Tage) größer wird, als in der saueren.

Bei der folgenden Versuchsreihe handelt es sich um Feststellung des Einflusses der verschiedenen Alkaleszenzgrade des K_2HPO_4 auf das Wachstum. Für diesen Zweck wurde das Salz einer entsprechenden Grundnährlösung in folgenden Verhältnissen zugesetzt: 0,005; 0,025; 0,05; 0,1; 0,25; 0,5; 1; 2; 3 und 5%. Die Versuchsresultate beweisen, daß die Alge sich in den Lösungen von 0,005—0,5% im Verlauf von 24 Tagen in großer Menge entwickelte; in 1% Lösung — in mäßiger Menge; in 2% — in geringer Menge und in 3% — in sehr geringer Menge. Bei 5% wurde Wachstum nicht sicher beobachtet. Was die Vermehrungsenergie anbetrifft, so war zu konstatieren, daß in den Lösungen von 0,05—0,25% das Wachstum relativ schneller erfolgte. Nach langem Stehen der Kulturen (etwa zwei Monate) war das Ergebnis bei 1% Lösung — eine große Menge, bei 2% — eine ziemlich große Menge und bei 3% — eine mäßige Menge.

Hierbei ist die Frage aufzuwerfen, ob und inwieweit in den starken Lösungen die osmotische Wirkung oder die Alkaleszenz das Wachstum hemmt? Zur Lösung dieser Frage sollte folgender Versuch dienen. Eine Anzahl Kölbchen enthielt 3% K_2HPO_4; eine andere — dieselbe Menge dieses Salzes, jedoch wurde die Lösung durch Zusatz von Salzsäure neutralisiert. In den die alkalischen Lösungen enthaltenden Kolben wurde nach vier Wochen eine sehr geringe Algenmenge konstatiert; in den neutralen

Lösungen — eine mäßige Menge. Die starke Alkaleszenz hindert also die Entwicklung ohne weiteres, die Hemmung durch die osmotische Wirkung ist jedoch gleichfalls bedeutend.

Nach Krüger (p. 112) entwickelt sich *Chlorella protothecoides* in einer Lösung, die 5% nicht neutralisiertes K_2HPO_4 enthält.

Über den Einfluß der Konzentrationen des KH_2PO_4 haben die entsprechenden Versuche folgendes ergeben: die Entwicklung der Alge beginnt bei 0,05% und wird langsamer bei steigender Konzentration. Bei 0,5% wird im Laufe eines Monates eine geringe Algenmenge beobachtet, bei 1% — eine sehr geringe Menge und bei 2% — keine merkliche Entwicklung mehr.

D. Konzentrationen des Natriumchlorids [NaCl].

Auf je 100 ccm der entsprechenden Grundnährlösung kamen folgende Quantitäten des NaCl: 0; 1; 3; 5 und 8 g.

Das Impfmaterial wurde einer 16 Tage alten Kultur entnommen.

Versuchsdauer: 45 Tage.

Die Versuchsresultate waren die folgenden:

Konzentration %	Vermehrungsmenge
0	Eine große Menge.
1	Eine ziemlich große und in einigen Kölbchen eine große Menge. Beinahe ebensoviel wie bei 0.
3	Eine mäßige Menge. Etwas weniger als bei 1%. Die Entwicklung geht langsamer vor sich.
5	Kaum merkliche Entwicklung.
8	Desgl.

Die Grenzkonzentration liegt also zwischen 3 und 5%.

Ich möchte hierbei betonen, daß mit der Steigerung der Konzentration von 3% an die Entwicklung recht bald sistiert wird.

Nach Richter entwickelt sich *Chlorella vulgaris* noch bei 4%, und bei 6% kommt das Wachstum der Alge zum Stillstand.

Nach Krüger entwickelt sich *Chlorella protothecoides* bei 1% gut, bei 5% wurde ein sehr geringes Wachstum derselben beobachtet.

E. Konzentrationen des Magnesiumsulfats [$MgSO_4$].

Nährlösung und Versuchsanordnung entsprechend wie früher. Geimpft wurde aus einer 12 Tage alten Kultur.

Die nachstehenden Versuche beziehen sich nur auf starke Konzentrationen[1]); sie verfolgen den Zweck, das Magnesiumsulfat als osmotisch wirksamen Stoff zu charakterisieren.

Auf je 100 ccm der Grundnährlösung wurde an $MgSO_4$: 12; 15; 18; 20; 24 und 27 g zugesetzt. Versuchsdauer 42 Tage.

Die Resultate dieser Versuchsreihe verzeichnet die folgende Tabelle:

Konzentration %	Vermehrungsmenge
12	Eine ziemlich große Menge.
15	Desgl.
18	Eine mäßige Menge.
20	Desgl.
24	Eine geringe Menge. Dünne, hellgrüne Algenschicht. Bedeutend weniger als bei 20%. Bei der Überimpfung aus der 24% Lösung in eine Nährlösung, die 0,25% NH_4NO_3 + 1% Glukose + 0,1 K_2HPO_4 + 0,025 $MgSO_4$ enthielt, wurde nach 5 Tagen Entwicklung beobachtet.
27	Eine sehr geringe Menge.

Die Grenzkonzentration liegt also etwa bei 27%.

Nach Krüger entwickelt sich *Chl. protothecoides* in 10% $MgSO_4$ noch ziemlich gut.

F. Versuche mit verschiedenen Konzentrationen der allgemeinen Nährlösung.

1. Versuche mit Nährlösungen von gleicher Quantität und verschiedener Konzentration der Nährstoffe.

Hierzu diente eine Nährlösung mit folgenden Substanzen:

NH_4NO_3	0,5%,
Glukose	2,
K_2HPO_4	0,2,
$MgSO_4$	0,025,
$FeCl_3$	Spur.

Diese Nährlösung wurde graduell mit destilliertem Wasser verdünnt (vgl. Artari IV, p. 594). Für jede Konzentration bestimmte ich fünf Kölbchen, von denen jedes 50 ccm Nährlösung enthielt. Das Impfmaterial lieferte eine 12 Tage alte Kultur.

---

1) Die Versuche mit verdünnten Lösungen (0,005—0,05%) ließen keinen merklichen Einfluß auf die Entwicklung der Alge erkennen.

Am Licht. Zimmertemperatur. Versuchsdauer: 21 Tage.

Als Versuchsresultate wurden festgestellt: In den Kulturen mit starken Konzentrationen (1 und $^1/_2$) war eine erhöhte Vermehrungsenergie und größere Vermehrungsmenge erkennbar, die schwächeren Konzentrationen ($^1/_4$ und $^1/_8$) zeigten eine geringere und langsamere Entwicklung; in den schwächsten ($^1/_{16}$) war eine geringe Algenmenge und noch langsameres Wachstum zu konstatieren.

2. Versuche mit verschiedener Quantität der Nährlösung, aber mit gleichem Inhalt an Nährstoffen.

Nährlösung und Versuchsanordnung wie unter 1. angegeben. Verwendet wurden kleinere Kölbchen (a) mit je 25 ccm Nährlösung und größere (b) mit je 25 ccm Nährlösung + 150 ccm H_2O. Die Versuchsresultate waren folgende:

In den kleinen Kolben ließ sich schnelleres Wachstum beobachten, und die Algenmenge war bedeutender als in den großen Kolben. Um einen Vergleich leicht anstellen zu können, wurde der Inhalt jedes kleinen Kölbchens in ein größeres gegossen (von gleichem Inhalte wie die zu Reihe b benutzten) und hierzu jedesmal 150 ccm H_2O zugesetzt. Sobald dann die Kolben sorgfältig geschüttelt wurden, war an der Dichte der verteilten Algenmasse bequem der eben erwähnte Unterschied im Wachstum der beiden Reihen wahrzunehmen. *Chlorella communis* bevorzugt also eine relativ starke Konzentration der Nährlösung. Auf die Glukose entfällt wohl der Haupteffekt.

Die angeführten Resultate stehen allerdings im Gegensatz zu denen von Knörrich (p. 23) erhaltenen. Diese Differenz erklärt sich vielleicht dadurch, daß wir mit verschiedenen Arten operierten. Es ist hierbei auch zu bedenken, daß meine Nährlösung Zucker enthielt, und daß das von Knörrich verwendete $(NH_4)_2HPO_4$ in starken Konzentrationen möglicherweise schädigend gewirkt hat.

II. Versuche mit *Stichococcus bacillaris.*

1. Konzentrationen der Stickstoffverbindungen.

Versuchsanordnung wie mit *Chlorella communis.* Die Grundnährlösung hatte folgende Zusammensetzung:

Glukose	1 %,
KH_2PO_4	0,1,
$MgSO_4$	0,05,
$FeCl_3$	Spur.

Auf je 100 ccm dieser Lösung wurde Ammoniumnitrat in folgenden Quantitäten zugesetzt: 0,01; 0,05; 0,1; 0,25; 0,5; 1; 2; 3; 4 und 5 g.

Das Impfmaterial entstammte einer 21 Tage alten Kultur.

Versuchsdauer: 7 Wochen. Die Versuchsresultate waren folgende:

Konzentration %	Vermehrungsmenge
0,01	Eine ziemlich große Menge.
0,05	Eine große Menge. Eine dicke, dunkelgrüne Algenschicht.
0,1	Eine große Menge.
0,25	
0,5	
1	
2	Eine mäßige Menge.
3	Eine geringe Menge.
4	Kaum merkliche Entwicklung.
5	Desgl.

Nach Schluß dieser Versuche zeigte es sich, daß die Vermehrungsmenge in den verschiedenen Konzentrationen von 0,05 bis 1% beinahe die gleiche war. In den Konzentrationen von 4,1—0,25% schien die Algenmenge etwas größer zu sein, in denen von 2—5% vermindert sich die Algenmenge allmählich, so daß die Grenzkonzentration in der Nähe von 5% liegt. Was die Vermehrungsenergie betrifft, so stellte sich heraus, daß die Entwicklung in den Konzentrationen von 0,1—0,5% am schnellsten stattfindet. In noch schwächeren Konzentrationen ist das Wachstum langsamer, in den stärkeren, von 2% an, dagegen sehr langsam. Bei einer Wiederholung dieser Versuche ergaben sich ähnliche Resultate.

2. Konzentrationen der Zuckerarten.

a) Glukose.

Hier habe ich die Versuche mit ganz schwachen Konzentrationen ausgeführt, deren Einfluß ich noch nicht untersucht hatte. Die absolute Quantität des zu prüfenden Stoffes für jedes Kulturkölbchen war eine sehr geringe; denn die Versuche sollten klarstellen, inwieweit minimale Glukosemengen einen fördernden Einfluß auf die Entwicklung von *Stichococcus bacillaris* ausüben. — Die Zusammensetzung der Grundnährlösung war folgende: 0,5%

NH_4NO_3 + 0,1 KH_2PO_4 + 0,05 $MgSO_4$ + $FeCl_3$ (Spur). Auf je 100 ccm dieser Lösung kamen an Glukose folgende Quantitäten: 0; 0,0005; 0,001; 0,005; 0,01 und 0,05 g.

Die Versuche wurden am Lichte bei CO_2-Zutritt angestellt. Das Impfmaterial entnahm ich einer 27 Tage alten Kultur.

Anfang der Versuche: 20. IX. 04. Schluß 20. X. 04.

Die Versuchsresultate waren die folgenden:

Konzentration %	Vermehrungsmenge
0	Eine geringe Menge.
0,0005	Ebensoviel wie mit 0.
0,001	Eine geringe Menge. Fast ebensoviel wie mit 0 und 0,0005 %.
0,005	Eine geringe Menge. Etwas mehr als bei 0,001 %.
0,01	Eine mäßige Menge. Bedeutend mehr als bei 0,005 %.
0,05	Eine mäßige Menge und in einem Kolben eine ziemlich große Menge.

Versuche mit starken Konzentrationen parallel mit anderen Zuckerarten, haben gezeigt, daß die Grenzkonzentration für Glukose etwa bei 25 % liegt.

b) Galaktose.

Die Grundnährlösung war, wie folgt, zusammengestellt: 0,5 % NH_4NO_3 + 0,2 KH_2PO_4 + 0,05 $MgSO_4$ + $FeCl_3$ (Spur). Durch etwas kohlensaures Natron wurde die Lösung neutralisiert. Auf je 100 ccm derselben setzte ich an Galaktose nachstehende Quantitäten: 15, 20, 22 und 25 g.

Das Impfmaterial stammte aus einer 21 Tage alten Kultur. Am Licht, bei CO_2-Zutritt. Zimmertemperatur. Versuchsdauer: etwa 1 1/2 Monate.

Die Versuchsreihe lieferte die folgenden Resultate:

Konzentration %	Vermehrungsmenge
15	Eine mäßige Menge.
20	Eine geringe und in einigen Kölbchen eine mäßige Menge.
22	Eine geringe Menge.
25	Kaum merkliche Entwicklung.

Die Grenzkonzentration liegt also ungefähr bei 22 %.

c) Fruktose.

Versuchsanordnung, Versuchsdauer und Impfmaterial wie bei Galaktose.

Am Schlusse dieser Versuche waren die folgenden Resultate zu konstatieren:

Konzentration %	Vermehrungsmenge
15	Eine mäßige Entwicklung.
20	Eine geringe Menge.
22	Eine sehr geringe Menge.
25	Kaum merkliche Entwicklung.

Die Grenzkonzentration liegt also etwa bei 22 %.

d) Saccharose.

Die früher mit Rohrzucker angestellten Versuche hatten ergeben, daß die Grenzkonzentration für diesen zwischen 45 und 48 % liegt. Eine Wiederholung dieser Versuche habe ich unterlassen.

e) Laktose.

Versuchsanordnung, Versuchsdauer und Impfmaterial wie bei Galaktose.

Bei Abschluß der Versuche lagen folgende Ergebnisse vor:

Konzentration %	Vermehrungsmenge
25	Eine ziemlich große Menge.
30	Eine mäßige bis ziemlich große Menge.
35	Eine mäßige Menge.
40	Eine geringe und in einigen Kölbchen eine mäßige Menge. Eine dünne, lebhaft grüne Algenschicht. Zellen lang (bis 8—10 mal so lang als dick), dünn, manchmal etwas gekrümmt, einzeln oder zu 2—4 miteinander verbunden.

Versuche mit stärkeren Konzentrationen sind unterblieben, denn es kristallisiert der Milchzucker schon bei 40 % ziemlich erheblich aus. Aus der Tatsache, daß in 40 % Lösung die Entwicklung noch eine mittelmäßige ist, läßt sich erkennen, daß die Grenzkonzentration noch höher liegt. Ich nehme für dieselbe etwa 45 % an.

3. Konzentrationen der Kaliumdihydro- und Dikaliumhydrophosphate.

Molisch (p. 4) hat gefunden, daß *Stichococcus bacillaris* in schwach sauerer Lösung zu wachsen imstande ist. Aus den von

mir ausgeführten zahlreichen Versuchen ergab sich, daß dieser Alge eine sauere Reaktion der Nährlösung eher zusagt, als eine alkalische. Die Parallelversuche mit 0,2 % KH_2PO_4 und 0,2 K_2HPO_4 erwiesen, daß in sauerer Lösung die Entwicklung bedeutend rascher vor sich geht, und die Algenernte, wenn der Versuch 3—4 Wochen andauert, beträchtlicher ist. Allerdings erntet man auch eine ziemlich große Algenmenge bei alkalischer Reaktion der Lösung, sofern der Versuch noch länger ausgedehnt wird. Es zeigte sich durch die Versuche mit gradueller Verdünnung (Artari, IV, p. 594), daß ein Ergrünen der Kolbenböden in stärkeren Konzentrationen dann zu beobachten ist, wenn die Nährlösung sauer ist, umgekehrt liegt der Fall, wenn die Lösung alkalische Reaktion hat.

Die weiteren Versuche beziehen sich auf verschiedene Konzentrationen obengenannter Salze.

Die entsprechende Grundlösung enthielt das Kaliumdihydrophosphat (KH_2PO_4) in folgenden Prozentsätzen: 0; 0,005; 0,01; 0,025; 0,05; 0,1; 0,25; 0,5; 1; 2; 3 und 5 %. Versuchsdauer: 1 Monat. Versuchsresultate wie folgt: Es entwickelte sich bei 0 % eine geringe Menge. Bei 0,005—1 % — eine große Menge. Bei 2 % — eine mäßige Menge. Bei 3 % — eine geringe Menge, und bei 5 % — eine sehr geringe Menge. Die Intensität der Vermehrungsenergie war bei Konzentrationen von 0,1—0,25 % höher, es stellte sich hier ein relativ schnelleres Wachstum ein. Nach langem Stehen der Kulturen (etwa zwei Monaten) war das Ergebnis bei 2 % — eine große Menge, bei 3 % — eine ziemlich große Menge, und bei 5 % — eine mäßige Menge.

Nach Benecke (p. 95), wächst *Hormidium* in 0,4 % KH_2PO_4 recht gut, aber langsamer als in 0,004 und 0,04 %. Wie schon hervorgehoben, entwickelt sich *St. bacill.* in alkalischer Lösung relativ schwach. Mit wachsender Konzentration des K_2HPO_4 wird die Entwicklung noch mehr verlangsamt. Bei 0,5 % entwickelt sich eine geringe Menge im Laufe eines Monates. Weitere Versuche in dieser Richtung habe ich nicht angestellt.

4. Konzentrationen des Natriumchlorides.

Für die Grundnährlösung in dieser Versuchsreihe wählte ich die folgende Zusammenstellung:

NH_4NO_3 . . . . 0,25 %,
Glukose 1,

KH_2PO_4 0,1,
$MgSO_4$ 0,05,
$FeCl_3$ . . . . . . Spur.

100 ccm dieser Nährlösung enthielten Natriumchlorid in folgender Abstufung: 0; 1; 3 und 5 g.

Das Impfmaterial entnahm ich einer 30 Tage alten Kultur.

Versuchsdauer: ca. 1 Monat.

Die Resultate waren folgende:

Konzentration %	Vermehrungsmenge
0	Eine große Menge.
1	Eine ziemlich große Menge.
3	Eine sehr geringe Menge.
5	Keine merkliche Entwicklung.

Die Grenzkonzentration liegt demnach etwa bei 3%.

Nach Richter (p. 48), der die Alge graduell an Kochsalzlösungen verschiedener Konzentrationen gewöhnte, liegt für dieselbe die Wachstumsgrenze bei 13%.

5. Konzentrationen des Magnesiumsulfats.

Versuchsanordnung und Grundnährlösung nach obiger Angabe.

Bei diesen Versuchen kamen nur starke Konzentrationen in Verwendung, und zwar wurden zu 100 ccm der Grundnährlösung je 5; 8; 10; 12 und 15 g Magnesiumsulfat zugesetzt.

Versuchsdauer: 38 Tage.

Es ließen sich folgende Resultate erzielen:

Konzentration %	Vermehrungsmenge
5	Eine ziemlich große bis große Menge.
8	Eine mäßige Menge. Eine dünne, dunkelgrüne Algenschicht, in der Mitte eine dichtere Partie.
10	Eine geringe Menge. Eine dünne, lebhaft grüne Algenschicht. Bedeutend weniger als bei 8%.
12	Eine geringe Menge. Etwas weniger als bei 10%.
15	Eine sehr geringe Menge.

Die Grenzkonzentration läßt sich ungefähr mit 15% festsetzen.

III. Versuche mit Flechtengonidien aus *Xanthoria parietina.*

Die Versuche beziehen sich nur auf verschiedene Zuckerarten, und zwar in starken Konzentrationen.

Als Grundnährlösung fand folgende Kombination Verwendung:

Pepton „Witte" . .	1 %,
KH_2PO_4	0,2,
$MgSO_4$	0,05.
$FeCl_3$	Spur.

Zur Untersuchung verwertete ich: Glukose, Galaktose, Fruktose und Saccharose.

Für die Monosaccharide bestimmte ich folgende Konzentrationen: 10; 12; 15; 18 und 20 %, für Saccharose die Konzentrationen: 20; 25; 30; 35 und 40 %.

Eine 30 Tage alte Kultur lieferte das Impfmaterial.

Versuchsdauer: ca. 2 Monate.

An Resultaten wurde gewonnen:

a) Glukose.

Konzentration %	Vermehrungsmenge
10	Eine mäßige bis ziemlich große Menge.
12	Eine mäßige Menge.
15	Eine geringe bis mäßige Menge.
18	Eine sehr geringe Menge.
20	Kaum merkliche Entwicklung.

Grenzkonzentration ungefähr bei 18 %.

b) Galaktose.

Konzentration %	Vermehrungsmenge
10	Eine mäßige Menge.
12	Desgl.
15	Eine geringe Menge.
18	Eine sehr geringe Menge.
20	Kaum merkliche Entwicklung.

Die Grenzkonzentration gleichfalls etwa bei 18 %.

c) Fruktose.

Konzentration %	Vermehrungsmenge
10	Eine mäßige bis ziemlich große Menge.
12	Eine mäßige und in einigen Kölbchen eine ziemlich große Menge.
15	Eine geringe Menge.
18	Eine sehr geringe Menge.
20	Kaum merkliche Entwicklung.

Die Grenzkonzentration liegt hier ebenfalls etwa bei 18 %.

d) Saccharose.

Konzentration %	Vermehrungsmenge
20	Eine mäßige Menge.
25	Eine geringe bis mäßige Menge.
30	Eine sehr geringe bis geringe Menge.
35	Eine sehr geringe Menge.
40	Keine merkliche Entwicklung.

Die Grenzkonzentration dürfte hiernach ungefähr zwischen 30—35% liegen.

Nach diesen Versuchen erscheinen die Grenzkonzentrationen für Glukose und Saccharose etwas herabgedrückt, gegenüber der Angabe in meiner I. Abhandlung [Artari IV] über diesen Gegenstand. Dies erklärt sich daraus, daß zur Festsetzung der Grenzkonzentration früher das vollständige Ausbleiben einer Entwicklung für mich maßgebend war. Ich habe jedoch nunmehr bei der Bestimmung der Grenzkonzentration darauf Rücksicht genommen, daß die Entwicklung einer minimalen Algendecke noch konstatiert werden muß, und demnach also ein ganz geringes, aber sicher zu beobachtendes Wachstum stattfindet.

IV. Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

1. Es läßt sich bei *Chlorella vulgaris* eine Reihe von ernährungsphysiologischen oder biologischen Rassen konstatieren. Dieselben können durch ihr Verhalten zu den N- und C-Quellen unterschieden werden. Dazu kommen noch andere Unterscheidungsmerkmale. Diese physiologischen Rassen kann man auch als Arten auffassen.

2. Die Konzentrationen des NH_4NO_3, das als N-Quelle in der Nährlösung fungiert, üben in den Grenzen von 0,05 bis 0,5% für *Chlorella communis* und bis 1% für *Stich. bacillaris* keinen bedeutenden Einfluß auf die Entwicklung aus. Bei höheren Konzentrationen wird das Wachstum viel schwächer und langsamer, und etwa bei 5% wird dasselbe eingestellt. Aus der Tatsache, daß schon bei 2% beide Algen sich in geringer Menge entwickeln, ist zu schließen, daß dieses Salz nicht nur osmotisch, sondern auch in anderer Weise stark hemmend wirkt.

3. Der Nährwert der verschiedenen N-Quellen ändert sich etwas, je nach Vorhandensein oder Abwesenheit von Glukose in der Nährlösung.

4. Der fördernde Einfluß der Glukose auf die Entwicklung der Algen, und zwar vor allem hinsichtlich ihrer Vermehrungsmenge und Vermehrungsenergie, tritt sehr stark hervor. Dieser Einfluß wird schon bei 0,005 % bemerkbar. Mit Steigerung der Konzentration wird der Einfluß noch verstärkt. Nach den Versuchen mit *Chl. communis* und *Stich. bacillaris* wirkt Glukose bei 0,5—2 % am besten. Bei weiterer Erhöhung der Konzentration wird das Wachstum abgeschwächt, und endlich kommt es zum Stillstand. Die Grenzkonzentrationen für die verschiedenen Algen sind mehr oder weniger verschieden. Die Grenzkonzentrationen der Monosaccharide stimmen untereinander ganz nahe überein, die der Disaccharide ebenfalls, hierbei liegen die ersteren beinahe doppelt niedriger als die letzteren. Diese Tatsache findet durch die Verschiedenheit der Molekulargewichte der beiden Zuckergruppen eine deutliche Erklärung. Die Grenzkonzentrationen werden demnach durch osmotische Wirkungen bestimmt. Die folgende Tabelle gibt übersichtlich die Grenzkonzentrationen der Zuckerarten für die untersuchten Algen:

Algen	Monosaccharide			Disaccharide	
	Glukose	Galaktose	Fruktose	Saccharose	Laktose
Chlorella communis . .	22	20	20	40	40
Stichococcus bacillaris .	25	22	22	45—48	45
Flechtengonidien . . .	18	18	18	30—35	—

Hierzu noch einige Bemerkungen. Die hier angegebenen Zahlen sind im absoluten Sinne nicht ganz exakt. Tatsächlich ist jede Konzentration stärker als wie angegeben ist; denn durch die Sterilisation und durch die lange Dauer der Versuche verdunstet etwas Wasser. Ferner können die Resultate der Versuche mit einer und derselben Alge im Laufe der Zeit nicht ganz miteinander übereinstimmen, da die Virulenz der Kultur, welche das Impfmaterial lieferte, und noch andere Versuchsbedingungen eine Rolle dabei spielen.

5. Für die Entwicklung der Algen ist die Reaktion der Lösung von großer Bedeutung. Hierauf haben schon Molisch und später Benecke aufmerksam gemacht. Die Algen verhalten sich dabei verschieden. Auch der Grad der Alkaleszenz resp. der Azidität ist sehr wichtig. Für *Chl. communis* und *Stichoc. bacillaris* sind

die Grenzkonzentrationen des KH_2PO_4 und des K_2HPO_4 in dieser Hinsicht angedeutet worden.

6. Der Einfluß des NaCl auf die Entwicklung ist sehr erheblich, und zwar schon in ganz schwachen Lösungen, wie die Höhe der oben angeführten Grenzkonzentrationen beweist. Die hemmende Wirkung macht sich bei Steigerung der Konzentration sehr rasch geltend. Auf die sehr starke Wirkung des NaCl im Vergleiche mit KNO_3 wurde von Pfeffer (p. 415) hingewiesen. Die Angabe von Stange (p. 256), daß *Chlamydomonas Duvalii* in 23% NaCl noch gedeihen kann, scheint mir beachtenswert zu sein. Freilich ist diese Tatsache eine Folge langer und gradueller Anpassung. Jedenfalls können die von mir angeführten Grenzkonzentrationen durch allmähliche Gewöhnung der Algen an stärkere Lösungen überschritten werden. Ich erinnere hierbei nur an die Versuche von Richter.

Im Gegensatz zu dem des NaCl ist der Einfluß des $MgSO_4$ ein schwacher. *Chl. communis* und *Stichoc. bacillaris* verhalten sich dabei sehr verschieden. Die Grenzkonzentration für *Stichoc. bacill.* kann bis zu einem gewissen Grade durch osmotische Wirkung erklärt werden, aber die maximale Konzentration für *Chl. communis* ist auffallend hoch, und dies tritt besonders hervor, wenn wir das Maximum für $MgSO_4$ mit den für Glukose gefundenen vergleichen. Die osmotische Wirkung der 22% Glukoselösung ist bedeutend geringer als die der 27% Lösung des Magnesiumsulfates. Vielleicht wird diese Tatsache zum Teil durch die Verschiedenheit der Permeabilität der Membran und des Plasmas erklärt. Die Versuche, die von Drews und besonders von Nathansohn mit anderen Salzen und Algen angestellt wurden, sprechen sehr für diese Annahme. Ich möchte noch bemerken, daß die sehr starken Zuckerlösungen weniger die Entwicklung hemmen, als die isosmotischen Lösungen des Kaliumnitrates und einiger anderen Salze. Darauf wurde von Pfeffer (II, 330) und auch von Klebs (I, p. 30) hingewiesen. Bei einigen Pilzen liegt die Sache etwas anders (Eschenhagen).

Freilich entwickeln sich die Algen in starken Lösungen ganz langsam. *Chl. communis* wächst unter günstigen Bedingungen rasch, rascher als *Stichoc. bacillaris* und viel rascher als Flechtengonidien. 3—4 Tage nach der Impfung fängt gewöhnlich schon der Boden zu ergrünen an; in 20% Lösung des $MgSO_4$ dagegen läßt sich erst nach 15—20 Tagen eine ganz dünne Schicht beobachten.

Ich will vorläufig auf diese Sache nicht weiter eingehen, da

ich bis jetzt nur wenige Algen und eine geringe Anzahl von Stoffen untersucht habe. Überhaupt sind nur wenige Organismen hinsichtlich der Konzentrationsverhältnisse ihrer Nährlösungen geprüft.

Außer den schon früher von mir zitierten Arbeiten führe ich hier noch die Abhandlungen von Bruhne, Famintzin (II), Klebs (II), Oltmanns (II) und Zopf an. Weitere Studien in dieser Richtung versprechen noch viel Interessantes und Wichtiges aufzudecken, und ich hoffe, meine Untersuchungen auf diesem Gebiete fortsetzen zu können.

7. Ich schließe nunmehr einige Bemerkungen über den Einfluß der Konzentrationen der Nährlösungen auf die Form und Größe der Zellen an. Betrachten wir zuerst *Stich. bacillaris.* In starken Lösungen von Glukose, Galaktose, Fruktose, Saccharose und Laktose sind die Zellen relativ dünn und sehr lang, einzeln oder zu 2—5—8 miteinander verbunden, gerade oder etwas gekrümmt. In 20% Galaktoselösung sind zB. die Zellen 7,5—22 μ lang, und etwa 2 μ dick. In ebensolchen Lösungen von $MgSO_4$ sind die Zellen etwas kürzer und dicker, öfter auch mehr gekrümmt, einzeln oder zu 2—6 zu Ketten verbunden. In 12% Magnesiumsulfatlösung haben die Zellen eine Länge von 4—15 μ und sind etwa 2—2,5 μ dick. Die Zellen von *Chl. communis* sind meistens kugelig. In starken Zuckerlösungen haben die Zellen einen Durchmesser von 3—15 μ, meistens von 4,5—10 μ, allgemein gesagt, sind sie etwas größer, als in schwachen Lösungen. In starken Lösungen von $MgSO_4$ sind die Zellen ebenfalls groß, und ziemlich oft sind 8—12—16 Individuen zu Klümpchen miteinander verbunden.

Im Laufe der Versuchszeit verändern sich die von mir untersuchten Algen in bezug auf Gestalt und Größe sehr wenig, dagegen ist ihre Anpassungsfähigkeit an die verschiedenen Existenzbedingungen bedeutend. Besonders interessant ist die Akkommodationsfähigkeit an die verschiedenen Konzentrationen der Zuckerarten und von $MgSO_4$. Merkwürdig ist auch die ganz langsame Anpassung an die starken Konzentrationen der Phosphate. Es wurde schon oben hervorgehoben, daß der Zucker bei Steigerung der Konzentration bis zu einem gewissen Grade die Entwicklung der Algen fördert. Für viele Pilze sind bekanntlich stärkere Konzentrationen von Vorteil. Erwähnt wurde ferner, daß die anorganischen Salze in starken Lösungen vielfach wegen ihrer osmotischen und spezifischen Wirkungen die Entwick-

lung hemmen; leider ist der Einfluß der Konzentrationen der Salze in den Grenzen der verdünnten Lösungen schwer wahrzunehmen. Die Versuche mit einigen Nährsalzen haben aber hier gezeigt, daß auch in diesen verdünnten Lösungen die Konzentrationsverhältnisse eine Rolle bei der Entwicklung der Organismen spielen, und daß die relativ starken Konzentrationen das Wachstum begünstigen. Ich erinnere an die Versuche mit den Konzentrationen der Phosphate.

Meine Versuche mit *Scenedesmus caudatus* [Artari IV, p. 605] haben gezeigt, daß für diese Alge eine ganz schwache Konzentration der Nährlösung günstig wirkt. Das ist leicht möglich, da verschiedene Algen in dieser Beziehung sich wohl verschieden verhalten. In dieser Hinsicht möchte ich jedoch eine Bemerkung zu meiner Versuchsanordnung nicht unterlassen. Ich habe, um die Nährlösung deutlich alkalisch zu machen, etwas kohlensaures Natron hinzugefügt. Vielleicht wurde die Lösung zu stark alkalisch und das dürfte natürlich nicht ohne Einfluß gewesen sein.

Wie schon oben hervorgehoben wurde, bildet *Chlorella communis* im Dunkeln schwächer Chlorophyll als im Lichte. In Peptonzuckerkulturen entwickeln sich die Zellen schon am Licht etwas bleicher. Je nach der Art ist die Fähigkeit der Chlorophyllbildung bei den Chlorellen recht verschieden und in hohem Grade von den Ernährungsbedingungen abhängig. Ich führe noch ein weiteres Beispiel dazu an. Im September 1904 hatte mir Dr. Nikitinsky eine *Chlamydomonas*-Kultur übergeben, aus welcher die Alge isoliert werden sollte, um für meine Algenstudien Verwendung zu finden. *Chlamydomonas* in Reinkultur zu bekommen, war mir nicht möglich; ich isolierte jedoch aus der Kultur eine neue *Chlorella*. Diese *Chlorella* ist dadurch charakterisiert, daß sie sich auf Peptonzuckergelatine im Lichte entfärbt, später aber nach langem Stehen wiederum allmählich grün wird. In Peptonglukoselösung ist ganz ähnliches zu beobachten. Es zeigte sich auch, daß Pepton entschieden die beste N-Quelle für diese Alge ist. Da ich damals mit meinen Konzentrationsversuchen beschäftigt war, habe ich weitere Untersuchungen mit dieser *Chlorella* verschoben. Im April 1905 erschien im „Bakteriol. Zentralbl.“ das Referat über die von Beijerinck entdeckte *Chlorella variegata*. Herr Prof. Dr. Beijerinck war so liebenswürdig, mir diese *Chlorella variegata* zu übersenden, wofür ich ihm hiermit meinen besten Dank ausspreche.

Beide Formen scheinen übereinzustimmen. Ob sie ganz identisch sind, weiß ich noch nicht sicher. Um dies zu entscheiden, ist es nötig, meine Form ausführlicher zu untersuchen, und die Versuchsresultate mit den von Beijerinck erhaltenen zu vergleichen. Vorläufig will ich die von mir isolierte Form zu *Chlorella variegata* Br. stellen.

Hinsichtlich der Chlorophyllbildung gibt es bei den *Chlorella*-Arten allmähliche Übergänge. *Chlorella vulgaris* bildet Chlorophyll bei organischer und anorganischer Ernährung im Dunkeln sowohl, wie im Licht; *Chlorella communis* weicht etwas davon ab; *Chl. protothecoides* ist, nach Krüger, grün oder farblos, je nach den Ernährungsbedingungen, bei *Chl. variegata* ist diese Eigenschaft noch mehr ausgesprochen. Endlich ist die von Krüger entdeckte *Prototheca*, die morphologisch der *Chlorella* ganz ähnlich ist, immer farblos. Diese letztere erworbene Eigentümlichkeit ist also von dem Organismus festgehalten worden.

Literatur-Verzeichnis.

Adjarof, M., Recherches experimentales sur la Physiologie de quelques Algues vertes. Genève 1905.

Artari, A., I., Untersuchungen über Entwicklung und Systematik einiger Protococcoideen. Bull. de la Soc. Imp. des Natur. de Moscou, Nr. 2, 1892.

— II., Zur Frage der physiologischen Rassen einiger grüner Algen. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. XX, Heft 3, 1902.

— III., Zur Frage über die Wirkung des Mediums auf die Form und die Entwicklung der Algen. Moskau 1903 (russisch).

— IV., Der Einfluß der Konzentrationen der Nährlösungen auf die Entwicklung einiger grüner Algen, I. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XL, Heft 4.

Beijerinck, M. W., I., Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niederen Algen. Botan. Zeit. 1890.

— II., Bericht über meine Kulturen niederer Algen auf Nährgelatine. Zentralbl. f. Bakt. und Parasitenk., Bd. 13, 1893.

— III., Notiz über *Pleurococcus vulgaris*. Zentralbl. f. Bakt. und Parasiten. Zweite Abt., Bd. IV, 1898.

— IV., *Chlorella variegata*, ein bunter Mikrobe. Rec. trav. bot. Neerland., 1904. Nach Ref. im Zentralbl. f. Bakt., 1905, II. Abt., Nr. 11.

Benecke, W., Über Kulturbedingungen einiger Algen. Botan. Zeit., Heft V, 1898.

Bruhne, K., *Hormodendron Hordei*. Beiträge zur Physiol. u. Morphol. niederer Organismen, herausgeg. von W. Zopf. Viertes Heft, 1894.

Chick, H., A. Study of a Unicellular green Alga, occuring in Polluted Water, with especial Reference to its Nitrogenous Metabolism. Proceedings of the Royal Society, Vol. LXXI, 1903.

Czapek, F., Biochemie der Pflanzen, I. u. II. Bd., 1905.

Drews, Regulation des osmotischen Druckes in Meeresalgen bei Schwankungen des Salzgehaltes im Außenmedium. 1896.
Eschenhagen, F., Einfluß der Lösungen verschiedener Konzentrationen auf das Wachstum der Schimmelpilze. Stolp 1889.
Famintzin, A., I., Über die Symbiose von Algen und Tieren. Arbeiten des botan. Labor. der K. Akad. der Wiss. in St. Petersburg, Nr. 1, 1891 (russisch).
— II., Die anorganischen Salze als ausgezeichnetes Hilfsmittel zum Studium der Entwicklungsgeschichte der nied. Pflanzenformen. Melanges biol. de l'Acad. Imp. des sciences de St. Peterbourg, T. VIII, 1871.
Frank, Th., Kultur und chemische Reizerscheinungen der *Chlamydomonas tingens*. Inaugural Diss. Basel, 1904.
Grintzesco, I., *Chlorella vulgaris* Br. Revue génér. de Botanique, T. XV, 1903.
Klebs, G., I., Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze, III. Sonderabdruck aus den Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXV, Heft 1, 1900.
— II., Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
Knörrich, F. W., I, Studien über die Ernährungsbedingungen einiger für die Fischproduktion wichtiger Mikroorganismen des Süßwassers. Forschungsberichte aus d. Biol. Station zu Plön. Teil 8, 1901.
Krüger, W., Beiträge zur Kenntnis der Organismen des Saftflusses der Laubbäume. Beitr. zur Phys. und Morph. niederer Organismen, herausgegeb. von W. Zopf, Viertes Heft 1894.
Molisch, H., Die Ernährung der Algen, II. Abhandlung. Aus den Sitzungsber. d. K. Akademie d. Wiss. in Wien 1896.
Nathansohn, A., Über Regulationserscheinungen im Stoffaustausch. Jahrb. f. wiss. Bot. 1902.
Oltmanns, F., I., Morphologie und Biologie d. Algen, Bd. II, 1906.
— II., Üb. die Bedeutung der Konzentrationsänderungen des Meereswassers für das Leben der Algen. Sitzungsber. der Akad. d. Wiss. zu Berlin 1891.
Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. 2. Auflage.
Radais, Sur la culture pure d'une algue verte, formation de Chlorophylle à l'obscurité. Comptes rendus de l'Ac. d. sc. 1900.
Richter, A., Anpassung der Süßwasseralgen an Kochsalzlösungen 1892.
Stange, B., Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen. Bot. Zeit. 1892.
Zopf, W., Zur Kenntnis der Organismen des amer. Baumwollsaatmehls. In W. Zopf's Beitr. zur Physiol. und Morph. niederer Organismen.

Untersuchungen über die Chemotaxis von Bakterien.

Von

Hans Kniep.

I. Einleitung.

Daß die Reizbarkeit von Mikroorganismen, vor allem von Bakterien unter Umständen großen Schwankungen unterworfen ist, die sich nicht nur in Intensitätsunterschieden, sondern auch in Veränderungen der Qualität geltend machen, ist eine Tatsache, die mehreren Untersuchern aufgefallen und in verschiedenen neueren Arbeiten hervorgehoben worden ist. So berichtet Winogradsky[1]), daß er bei Schwefelbakterien, die meist ausgesprochen negativ phototaktisch reagierten, häufig eine durch unbekannte Ursachen hervorgerufene Indifferenz gegenüber dem Lichte konstatierte. Rothert[2]) hat mehrere Bakterien beobachtet, deren Reaktionsvermögen gegen gewisse Körper nur kurze Zeit bestand, um dann teilweise oder gänzlich zu schwinden. Der bekannte von diesem Forscher genauer untersuchte Amylobakter besaß die spezifische Empfindlichkeit gegen Äther nur wenige Tage, obwohl er während dieser Zeit in demselben Medium gezüchtet und regelmäßig umgeimpft wurde. Ähnliches gilt für andere Bakterien, zB. für eine Termoform Rotherts, die in Reinkultur unter anscheinend ganz gleichen Bedingungen gehalten, schon nach der ersten Umimpfung ihre ursprünglich sehr starke Aërotaxis eingebüßt hatte. Eine Kultur von *Bacillus Solmsii* und einer *Spirillum*-Art, welche in reicher Menge ausgezeichnet bewegliche und reizbare Bakterien enthielt, wies am nächsten Tage gänzlich unempfindliche Organismen auf; trotzdem waren äußerlich an dieser Kultur keinerlei Veränderungen festzustellen. Selbst von *Spirillum undula*, das im allgemeinen

1) S. Winogradsky, Über Schwefelbakterien. Bot. Ztg., 1887, p. 517.

2) Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora, Bd. 88, 1901, p. 416ff. — Über die Wirkung des Äthers u. Chloroforms auf die Reizbarkeit der Mikroorganismen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 39, 1904, p. 6 u. 7.

so ausgezeichnet und vielseitig reagiert[1]), beobachteten Rothert und auch ich zeitweise Kulturen, die sich den stärksten Lockmitteln gegenüber als vollständig unempfindlich erwiesen.

Diese Beispiele ließen sich beliebig vermehren; ich werde auf weitere derartige Fälle an späterer Stelle zurückzukommen haben. Sie genügen hier, wo es sich allein darum handelt, einige Belege für die Tatsache zu geben, daß ein und dieselbe Spezies in ihrem chemotaktischen Verhalten außerordentlich variabel sein kann.

Bisher ist es nur in sehr wenigen Fällen gelungen, die Bedingungen, welche derartige Stimmungsänderungen induzieren, näher zu präzisieren. Die Lösung dieser Aufgabe würde bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse auf unüberwindliche Schwierigkeiten stoßen, wenn diese Änderungen rein autogener Natur wären, wenn es also gälte, die im Organismus vorhandenen Bedingungen und Vorgänge, welche seine Perzeptions- resp. Reaktionsfähigkeit beeinflussen, zu analysieren. Da indessen vieles dafür spricht, daß in den meisten hierhergehörigen Fällen äußere Bedingungen das Primäre sind, so sind wir in die Lage versetzt, wenigstens über einen Teil der vorliegenden prinzipiellen Frage Klarheit zu erlangen.

Es liegt in dem Wesen der Reizvorgänge begründet, daß relativ kurze, anscheinend geringfügige Eingriffe in dem System des Organismus zu Umgestaltungen führen können, die ihren Einfluß auf lange Zeit, durch unzählige Generationen geltend machen, die dieses System oft sogar bleibend verändern, sodaß der ursprüngliche Gleichgewichtszustand auch nach Wiederherstellung der alten Bedingungen nicht wieder erreicht werden kann. Wenn wir daher bei einzelligen Organismen durch äußere Bedingungen Veränderungen hervorrufen können, die sich in den kommenden Generationen nicht wieder verlieren, so liegt hier im Prinzip dasselbe vor, wie bei *Marchantia*, deren Dorsiventralität durch das Licht induziert wird, sich aber nach einmaliger Induktion nicht wieder umkehren läßt[2]). Der bei den Bakterien mitspielenden Vererbung kommt nur eine erhaltende Funktion zu, eine prinzipielle Bedeutung hat sie bei der hier in Betracht kommenden Fragestellung nicht.

Ebenso wie das Verhältnis zwischen der aufgewandten Energie von Reizanlaß und ausgelöstem Reizvorgang, so kann auch das zeitliche Verhältnis zwischen der Einwirkung eines äußeren Agens

1) Vgl. Pfeffer, Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien usw. Tübinger Untersuchungen II, 1886—1888, p. 601.

2) Pfeffer, Arb. des Bot. Inst. Würzburg, Bd. I, 1871, p. 77.

und dem im Organismus erzeugten Effekt innerhalb großer Spielräume schwanken. Es kommt ebenso häufig vor, daß Organismen, die lange Zeit unter konstanten Bedingungen gehalten wurden, durch eine plötzliche geringe Veränderung derselben sofort eine starke Beeinflussung ihrer physiologischen Eigenschaften erfahren, wie es bekannt ist, daß nur kurz währende äußere Einflüsse Wirkungen zur Folge haben können, die auch bei extremen Umgestaltungen der äußeren Verhältnisse sich nur langsam verlieren und oft unter den folgenden Generationen bleibende Spuren zurücklassen. An solche Nachwirkungen haben wir daher auch zu denken, wenn beobachtet wurde, daß Bakterien unter Einwirkung neuer, konstanter äußerer Bedingungen ihre physiologischen Eigenschaften nicht sofort ändern und es ist nicht unwahrscheinlich, daß einige der Befunde Rotherts so zu deuten sind.

Wie nun aber auch diese Umstimmungen zustande kommen mögen, sicher ist, daß jede Veränderung im chemotaktischen Verhalten von Bakterien als eine Folge von Konstellationsänderungen betrachtet werden muß, deren direkte Ursachen uns solange unbekannt bleiben werden, als uns die Einsicht in den inneren Bau des Protoplasten verschlossen ist. Wenn wir daher den kausalen Zusammenhang dieser Vorgänge vorläufig nicht zu erschließen vermögen, so wird damit die Forderung, die äußeren Bedingungen, unter denen charakteristische Veränderungen der Reizbarkeit auftreten, genauer zu erforschen, keine überflüssige. Ihre Erfüllung ist vielmehr eine unerläßliche Vorbedingung für alle Untersuchungen, die die kausale Erklärung der Reizvorgänge anstreben.

Es handelte sich für mich zunächst darum, zu untersuchen, ob sich durch willkürliche Veränderung der Lebensbedingungen die Reaktionsfähigkeit von Bakterien gegenüber bestimmten Stoffen abschwächen und verstärken, bezw. aus- und einschalten läßt. War diese Frage prinzipiell entschieden, so lag es nahe, eine zweite, mit ihr in engem Zusammenhang stehende zu beantworten: Wird die Reaktionsfähigkeit unter den gefundenen Bedingungen ganz allgemein für alle Stoffe, die als Reizmittel wirken, aus- bezw. eingeschaltet oder gilt das nur für einige Stoffe, während die Reizbarkeit gegenüber anderen unbeeinflußt bleibt und wieder von anderen Umständen abhängt? Im ersten Falle würde man geneigt sein anzunehmen, daß den Bakterien nur ein einziges Perzeptionsvermögen zukomme, ein „Geschmackssinn“, dem die Fähigkeit abginge, verschiedene Reizqualitäten zu unterscheiden — obwohl diese

Tatsache allein, wie betont werden muß, noch nicht genügen würde, eine solche Annahme zu rechtfertigen. Den zweiten Fall würden wir nur dann verstehen können, wenn wir irgend welche Differenzen in den Reizvorgängen annehmen, sei es, daß allein die Perzeptionsakte verschiedener Natur sind, oder daß sich die Verschiedenheiten auch auf weitere Glieder der mit der Reaktion abschließenden Kette von Vorgängen erstrecken.

Dem folgenden vorgreifend, sei hier erwähnt, daß es in der Tat gelang, durch bestimmte Veränderungen der äußeren Bedingungen bei gewissen Bakterien die Reaktion auf eine Gruppe von Stoffen nach Belieben zu wecken oder zu hindern, während die Reaktion auf andere Stoffe dadurch nicht beeinflußt wurde. Damit ist gezeigt, daß wir nicht schlechthin von einem „chemischen Empfindungsvermögen" reden können, sondern daß wir es mit mehreren Reizbarkeiten zu tun haben. Wie viele das sind, läßt sich allerdings aus dem erwähnten Versuche nicht folgern; denn es ist sehr wohl denkbar, daß verschiedenen Reizbarkeiten die gemeinsame Eigenschaft zukommt, durch dieselbe Veränderung der äußeren Bedingungen hervorgerufen bezw. ausgelöscht zu werden. Um dies zu entscheiden, ist ein anderer Weg einzuschlagen.

Es ist seit den grundlegenden Untersuchungen Pfeffers[1]) bekannt, daß für die chemotaktischen Reizvorgänge das Webersche Gesetz gilt. Wenn sich also die Bakterien in einer Lösung eines als Reizmittel wirkenden Stoffes befinden, so muß ein bestimmtes Vielfaches der Konzentration dieser Lösung angewandt werden, damit wieder eine Anlockung der Bakterien erfolgt. Wir nennen dieses innerhalb gewisser Grenzen konstante Verhältnis zwischen der Konzentration der Lösung, die eine eben merkliche Anlockung bedingt, und dem Gehalte des Bakterienmediums an demselben Stoffe bekanntlich die Unterschiedsschwelle. Damit ist ein einfacher Ausdruck für die Tatsache geschaffen, daß das Reizmittel, wenn es mit den Bakterien in Berührung ist, deren Empfindlichkeit gegen dasselbe abschwächt, und daß die absolute Menge des Reizstoffes, die nötig ist, um eine eben merkliche Veränderung der Empfindung (Perzeption) hervorzurufen, mit dem Gehalte des Bakterienmediums an demselben Stoffe in geometrischem Verhältnisse zunimmt. Wir müssen daraus folgern, daß alle Stoffe, welche

1) Pfeffer, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Tübinger Unters. I, 1881—1885, p. 363. — Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien usw. ebda., Bd. II, 1886—1888, p. 582.

denselben Reizvorgang auslösen, auch dieselbe abstumpfende Wirkung haben müssen, wenn sie dem Bakterienmedium zugegeben werden.

Ein Beispiel kann dies leicht erläutern. Nehmen wir an, ein Stoff a wirke als Lockmittel und habe die relative Unterschiedsschwelle x. Wenn nun die Reaktion gegen zwei andere Stoffe b und c auf dem gleichen Reizvorgang beruht, und wir bei diesen dementsprechend dieselbe Unterschiedsschwelle x finden, so müssen die Stoffe, wenn sie dem Bakterienmedium zugefügt werden, nicht nur jeder gegen sich selbst abstumpfend wirken, sondern auch gegeneinander und gegen a; d. h. wenn sich die Bakterien in einer n-prozentigen Lösung von b befinden, so muß, damit gegen b wieder eine Reaktion auftritt, eine n · x-prozentige Lösung von b angewandt werden, aber auch von a und c[1]) muß die Lösung n · x Prozent enthalten, wenn eine Anlockung sichtbar sein soll. Dasselbe gilt natürlich vice versa.

Nun ist allerdings die Umkehrung dieses Satzes, welche besagen würde, daß zwei Reizstoffe, die gegenseitig abstumpfend wirken, durch denselben Perzeptionsakt wahrgenommen werden, nicht ohne jede Einschränkung zulässig. Es könnten ja trotzdem verschiedene Perzeptionsakte vorliegen, die sich korrelativ beeinflussen und so ebenfalls eine Abstumpfung zur Folge hätten. Derselbe Erfolg könnte auf direktem oder indirektem Wege ferner dadurch erreicht sein, daß ein Reizmittel Reizvorgänge beeinflußt, die es selbst nicht auszulösen vermag, ohne daß dabei eine korrelative Beziehung zwischen den Reizvorgängen selbst besteht. Fälle dieser und jener Art sind ja in großer Menge bekannt — ich erinnere nur an die von Stahl beobachtete Beeinflussung des Geotropismus durch Licht — und ich werde im folgenden Gelegenheit haben, speziell bei der Chemotaxis der Bakterien solche nachzuweisen. Deshalb mag auch eine weitere Erörterung dieser Frage auf einen späteren Abschnitt verschoben werden.

Man wird nun trotz alledem dann, wenn mehrere Stoffe, gegeneinander geprüft, ungefähr die gleiche Unterschiedsschwelle ergeben, mit großer Wahrscheinlichkeit auf dieselbe Reizbarkeit schließen dürfen, während andererseits eine nur minimale Verschiebung der unteren Reizschwelle eines Reizstoffes durch Einwirkung eines anderen auf die Bakterien zu der Annahme zwingt, daß gesonderte Sensibilitäten vorliegen.

1) Unter a, b und c sind einfache Stoffe zu verstehen, die in gleicher Intensität wirken.

Betrachten wir noch den Fall, daß zwei Anlockungsmittel, gegeneinander geprüft[1]), gar keine Abstumpfung der Bakterien hervorrufen. Es läßt sich dann mit Bestimmtheit erklären, daß der Reaktion auf beide Stoffe verschiedene Sensibilitäten zugrunde liegen.

Im folgenden sollen die Versuche, welche zur Lösung der hier angedeuteten Fragen beitragen, beschrieben und näher besprochen werden. Vorher mögen jedoch einige kurze Bemerkungen über die Methodik Platz finden.

II. Versuchsmaterial und Methodik.

Nach zahlreichen Vorversuchen, in denen die verschiedensten Bakterien auf ihre chemotaktische Reizbarkeit geprüft wurden, beschränkte ich mich bei den nachfolgenden Untersuchungen ausschließlich auf zwei Arten, die sich als besonders geeignet erwiesen hatten. Bekanntlich ist es nicht immer leicht, aus Faulflüssigkeiten, Erbsenaufgüssen usw. Bakterien zu gewinnen, die allen hier in Betracht kommenden Anforderungen Genüge leisten. Die Schwierigkeit besteht vor allem darin, daß sich oft gut bewegliche und reizbare Organismen nicht oder sehr schwer isolieren lassen (wie zB. *Spirillum undula*) oder, wenn dies gelingt, häufig sehr schlecht beweglich werden und ihre Reizbarkeit ganz oder z. T. einbüßen, worauf oben (p. 215 u. 216) schon hingewiesen wurde. Längere Zeit auf festen Nährböden kultivierte Bakterien sind, wie auch Rothert aufgefallen ist, nicht selten zu chemotaktischen Versuchen ganz untauglich und erlangen häufig ihre ursprüngliche Beweglichkeit und Reizbarkeit auch dann nicht wieder, wenn sie in Nährflüssigkeiten umgeimpft werden. Daneben gibt es aber ohne Zweifel solche, auf die die Isolierung und längere Züchtung auf Agar oder Gelatine keinen erheblichen nachteiligen Einfluß hat, und dazu scheint *Spirillum rubrum* zu gehören, das bei meinen Versuchen ausgedehnte Verwendung gefunden hat. Ich hatte es in einer Agarkultur von Král bezogen und auf Gelatine weiter gezüchtet.

Als zweites Objekt diente mir ein Bazillus, den ich aus Erbsendekokt in der üblichen Weise durch doppelten Gelatineplattenguß isoliert hatte. Er erwies sich allerdings bei fortlaufender Kultur auf Agar oder Gelatine zu genaueren Versuchen ungeeignet — ein Punkt, auf den ich im dritten Abschnitt kurz zurückkommen werde — war dagegen nach Übertragung in flüssigen Nährboden schon

1) Über die Art und Weise, wie solche Versuche anzustellen sind, vergleiche p. 229 bis 230.

in der ersten Kultur gut beweglich und reizbar. Es gelang mir nicht, ihn mit einer bekannten Spezies zu identifizieren. Herrn Prof. Migula, der die Freundlichkeit hatte, meine Präparate und Kulturen zu untersuchen, ist der Bazillus ebenfalls unbekannt[1]). Ich werde ihn deshalb im folgenden unter der Bezeichnung Bazillus z aufführen.

Hier möchte ich zunächst eine genauere Beschreibung seiner wichtigsten differential-diagnostischen Merkmale folgen lassen.

Bau: Stäbchen von verschiedener Länge; durchschnittlich etwa 6 mal so lang als breit; dieses Verhältnis ist indessen sehr variabel. Neigt zur Kettenbildung, die besonders unter bestimmten, abnormen Kulturbedingungen (in sehr konzentrierten Nährböden) vorwiegt. Frische, gut bewegliche Kulturen enthalten hauptsächlich Einzelorganismen, sehr häufig aber auch zweigliedrige Ketten. Die Begeißelung ist peritrich. Die einzelnen Geißeln sind länger als der Bakterienkörper; sie stehen nicht sehr dicht nebeneinander (weiter als zB. bei *Bacillus vulgaris*). Sporenbildung kommt vor. Die Endosporen sind mittelständig oder nach einem Ende verschoben. Die sporenhaltigen Zellen sind nicht aufgetrieben. Es bilden sich die Sporen nur in alten Kulturen. In alten Gelatinekulturen, deren Gelatine gänzlich verflüssigt ist, treten gelbbraune Flocken auf, die großenteils aus Sporen bestehen.

Die Beweglichkeit der Bakterien frischer Kulturen ist in flüssigen Nährböden größer als nach Übertragung von Gelatine oder Agar in Wasser. Aber auch in ersteren ist sie bereits nach 2 ½—3 Tagen erheblich abgeschwächt, sodaß die Objekte für Versuchszwecke nicht mehr tauglich sind.

Färbbarkeit: Nach Gramscher Methode erhält man, wenn man Anilinwasser-Gentianaviolett 2 Minuten, Jodjodkaliumlösung 1 Minute einwirken läßt und 1 ½—2 Minuten mit absolutem Alkohol auswäscht, schwarzblaue Färbung.

Der Bazillus ist aërob. Er wächst nicht in eiweißfreier (Uschinsky-Fränkelscher) Nährlösung. Bei 5° wächst er fast gar nicht, bei Zimmertemperatur (15—17°) gut, schneller bei 25°. Auch bei 35° ist sehr starkes Wachstum zu beobachten. Das Temperaturoptimum wurde nicht genauer bestimmt.

Wachstum auf verschiedenen Nährböden:

1. Gelatine (10%; Erbsendekokt oder Pepton-Zucker-Fleischextrakt, vgl. p. 222 u. 223).

1) Es sei mir gestattet, hierfür Herrn Professor Migula auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Stichkultur: verflüssigt trichterförmig (in 2—3 Tagen), sowohl in zuckerhaltiger wie in zuckerfreier.

Strichkultur: Bildung einer Rinne (durch Verflüssigung). Plattenkultur: Die oberflächlichen Kolonien erscheinen zuerst als kleine, weiße Kugeln. Mit beginnender Verflüssigung entstehen halbkugelförmige Näpfe, deren Rand regelmäßig rund ist. Charakteristische Verzweigungen kommen nicht vor. Bei Vergrößerung läßt die Plattenkultur keine Besonderheiten erkennen.

2. Agar. Stich- und Strichkultur: Die Bakterien breiten sich als weißer bis gelblicher Belag auf der Oberfläche aus.
3. Kartoffel (Strichimpfung). Nach 3 Tagen deutliches Wachstum in Form unregelmäßig begrenzter Bänder. Dieselben verschwimmen allmählich. Ihre Farbe ist hellgelb. In alten Kolonien ist schwache Faltenbildung zu konstatieren. Geruch nach verdorbener Cervelatwurst.
4. Erbsendekokt. $1\,^1/_2$ Tage nach der Impfung ist deutliche Trübung zu erkennen (vorausgesetzt, daß die Kulturen bei Zimmertemperatur gehalten werden). In alten Kulturen schwacher Bodensatz. Eine oberflächliche Kahmhaut bildet sich nicht.

Farbstoffbildung und Fluoreszenz fehlen. Ebensowenig wurde Gasbildung und Gärung bei Verwendung zuckerhaltiger Nährböden beobachtet. Dagegen bildet der Bazillus Säure. In ursprünglich neutralem Erbsendekokt läßt sich mit empfindlichem Lackmuspapier $1\,^1/_2$—2 Tage nach der Impfung deutlich saure Reaktion nachweisen.

Da bei allen Versuchen die erste Vorbedingung die Garantie für Reinheit der Kulturen war, so wurden diese während der Versuchszeit öfter durch erneute Plattengüsse geprüft. Auch bei der Impfung mußte mit peinlicher Vorsicht verfahren werden. Die Übertragung der Bakterien von einer Flüssigkeit in eine andere wurde stets im sterilen Raume vorgenommen.

Als Kulturmedien kamen feste und flüssige in Betracht. Anfangs bediente ich mich hauptsächlich der Pepton-Zucker-Fleischextrakt-Gelatine von der Zusammensetzung: Gelatine 10 %, Pepton 0,5 %, Rohrzucker 2 %, Fleischextrakt 0,25 % oder des Agars (1,5 %), dem dieselben Nährstoffmengen zugesetzt waren. Geklärt wurde mit Hühnereiweiß, neutralisiert mit Natriumkarbonat. Später verwandte ich einen anderen festen Nährboden, der den Vorzug hat, daß er außerordentlich einfach herzustellen ist, und daß die meisten Fäulnisbakterien darauf unvergleichlich schneller wachsen als auf den

gewöhnlichen, oben bezeichneten. Es ist die Erbsendekoktgelatine. Zur Bereitung kocht man 25 g Erbsen (ca. 80 Stück), ohne sie vorher einzuquellen, in 900 ccm Wasser zwei Stunden lang aus, filtriert das oft etwas trübe Dekokt ab und fügt 100 g Gelatine zu. Hat diese sich gelöst, so neutralisiert man mit Natriumkarbonat, klärt mit Eiweiß unter $^1/_2$—$^3/_4$ stündigem Kochen, filtriert und sterilisiert. Einfacher ist es mit Magnesiumoxyd, von dem man einige Löffel zugibt, zu klären. Das Filtrat ist dann zugleich neutralisiert[1]). Ich benutzte diese Gelatine zur fortlaufenden Kultivierung der Bakterien. Für die Versuchszwecke diente fast ausschließlich das flüssige Erbsendekokt, das durch zweistündiges Auskochen von 25 g Erbsen in 1 l Wasser erhalten wurde. Die abgegossene Flüssigkeit kann man, wenn sie etwas trübe ist, leicht in der eben beschriebenen Weise klären. Andere Nährböden gebrauchte ich nur beiläufig. Ich werde ihre Zusammensetzung an den betr. Stellen kurz angeben.

Es bedarf kaum einer Erwähnung, daß bei den Versuchen die Pfeffersche Kapillarmethode in Anwendung kam. Sie hier näher zu beschreiben, ist überflüssig, nachdem dies auch in neueren Arbeiten über Chemotaxis mehrfach geschehen ist[2]). Nur auf einige, wenige Punkte möchte ich kurz hinweisen. Die Kapillaren, die ich verwendete, hatten einen lichten Durchmesser von durchschnittlich 0,06 mm. Sie wurden mit den auf ihre Reizwirkung zu prüfenden Stoffen durch die Luftpumpe injiziert. Ein Füllen der Kapillaren durch Erwärmen der Lösungen mußte vermieden werden, da die dabei entstehende, relativ erhebliche Verdampfung den Prozentgehalt der Lösungen zu stark verändert haben würde. Versuchsfehler, die durch etwa vorhandene Verunreinigungen des Kapillarlumens entstehen könnten, lassen sich dadurch vermeiden, daß man die Kapillaren durch mehrmalige Injektion mit der Salzlösung auswäscht. Die Beobachtung geschah stets im offenen Tropfen, da bei Bedeckung mit dem Deckglas oft starke aërotaktische Reizerscheinungen auftreten, die das Experiment sehr stören würden. Ein weiterer Umstand, der für die Erzielung einigermaßen konstanter Resultate unbedingt beachtet werden muß, ist die Verteilung der Organismen in der Flüssigkeit, in der sie beobachtet werden. Sie ist in keinem Falle außer acht zu lassen,

---

1) Auf der mit Magnesia geklärten Gelatine scheinen die Bakterien indessen etwas langsamer zu wachsen.

2) Vgl. außer Pfeffer, Tübinger Unters. I, p. 367 ff., besonders B. Lidforss im Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 41, 1905, p. 67.

wenn es sich um vergleichende Bestimmungen von Schwellenwerten handelt. Man kann dieser Forderung nur dadurch entsprechen, daß man stets möglichst viele Kulturen ansetzt, die mit einer annähernd gleichen Menge von Bakterien geimpft sind und alle unter denselben Bedingungen gehalten werden. Unter diesen sind dann die geeigneten auszuwählen. Wenn der Einfluß verschiedener Stoffe auf die Reizbarkeit der Bakterien untersucht werden soll, die in Lösungen bestimmter Konzentration der Nährflüssigkeit zugesetzt werden, so müssen selbstverständlich bei den Vergleichsversuchen diese Zugaben durch entsprechende Wassermengen ersetzt werden. Für die Bestimmung der absoluten unteren Reizschwelle eines Stoffes müßten die Bakterien in chemisch oder besser physiologisch reinem Wasser untersucht werden; denn auch das gewöhnliche destillierte Wasser kann noch Substanzen enthalten (zB. Kupfer), die, wenn sie auch mit den Methoden der chemischen Analyse nicht mehr nachweisbar sind, doch noch deutliche physiologische Wirkungen ausüben können. Daß es mit großer Annäherung möglich ist, solche Bedingungen zu schaffen und für die unteren Reizschwellen Werte zu erhalten, die sich innerhalb der Grenzen der unvermeidlichen Versuchsfehler als sehr gut konstant erweisen, hat Pfeffer[1]) gezeigt. Bei den folgenden Untersuchungen kam es weniger auf absolute als auf konstante Werte an. Diese sind mit guter Annäherung zu erreichen, wenn man dafür Sorge trägt, daß die Nährflüssigkeit, in der die Bakterien sich befinden, immer dieselbe Zusammensetzung hat. Auch aus diesem Grunde ist darauf zu achten, daß die Verteilung der Organismen immer ungefähr die gleiche ist, weil durch intensiveres Wachstum natürlich auch die Stoffumsetzung im Nährboden einen höheren Grad erreicht und damit der Reizwert desselben verändert werden kann.

Mit Rücksicht auf die schon betonte, hohe Empfindlichkeit der Bakterien mußte bei der Herstellung der Lösungen der auf ihre Reizwirkung zu untersuchenden Stoffe mit besonderer Genauigkeit verfahren werden. War für die Reinheit eines Salzes nicht sichere Gewähr gegeben, so wurde es zunächst mehrere Male umkristallisiert. Von Salzen, deren Kristallwassergehalt wegen ihres hygroskopischen Verhaltens nicht genau bekannt war, wie zB. $CaCl_2$, $MgCl_2$, stellte ich zuerst konzentrierte Lösungen her, deren Gehalt ich auf titrimetrischem oder gravimetrischem Wege durch mehrfache Analysen bestimmte, und die dann entsprechend ver-

1) Pfeffer, Tübinger Unters. II, p. 588.

dünnt wurden. Die Flaschen, die zur Aufbewahrung der Lösungen dienten, waren mit Kaliumdichromat und konzentrierter Schwefelsäure oder mit konzentrierter Salzsäure sorgfältig gereinigt und nach dem Auswaschen mit Alkokol und Äther nachgespült. In die vollständig trockenen Gefäße wurden die Lösungen zupipettiert. Der absolute Fehler betrug somit höchstens $^1/_{100}$ bis $^2/_{100}$ ccm, was im Vergleich zu der gelösten Salzmenge ein verschwindend kleiner Betrag ist.

III. Experimenteller Teil.

1. Versuche mit Bazillus z.

Ich gehe zunächst auf die mit Bazillus z angestellten Versuche ein. Nachdem der Organismus auf Pepton-Zucker-Fleischextrakt-Gelatine isoliert worden war, prüfte ich sein chemotaktisches Verhalten gegenüber verschiedenen, in untenstehender Tabelle zusammengestellten Stoffen. Letztere kamen bei diesen orientierenden Vorversuchen alle in 1 prozentigen Lösungen[1]) zur Verwendung. Von den Bezeichnungen bedeutet a das Vorhandensein, o das Ausbleiben einer Anlockung:

Stoff		Stoff	
Fleischextrakt	a	Natriumthiosulfat ($Na_2S_2O_3$)	o
Dextrin	o	Weinsaures Kaliumnatrium ($C_4H_4KNaO_6$)	o
Harnstoff	o	Diammoniumphosphat ($(NH_4)_2HPO_4$)	a
Asparagin	a	Ammoniumchlorid (NH_4Cl)	a
Dikaliumphosphat (K_2HPO_4)	o	Ammoniumnitrat (NH_4NO_3)	a
Kaliumchlorid (KCl)	o	Calciumchlorid ($CaCl_2$)	a
Kaliumnitrat (KNO_3)	o	Calciumnitrat ($Ca(NO_3)_2$)	a
Dinatriumphosphat (NO_2HPO_4)	o	Bariumchlorid ($BaCl_2$)	o
Natriumchlorid ($NaCl$)	o	Magnesiumchlorid ($MgCl_2$)	o
Natriumnitrat ($NaNO_3$)	o		
Natriumsulfat (Na_2SO_4)	o		

1) Auf die Genauigkeit der Lösungen war hier nicht soviel Gewicht gelegt, da es für den Zweck dieser Versuche nicht nötig erschien.

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß Bazillus z zwar nicht gegen sehr viele Stoffe empfindlich ist, seine gute Beweglichkeit und die sehr prompte Reaktion ließen jedoch hoffen, daß er sich für weitere Versuche gut eignen würde. Ich hatte zunächst die Absicht, genauere Schwellenbestimmungen zu machen, welche als Grundlage für die späteren Untersuchungen nötig waren. Bald stellte sich indessen heraus, daß dies mit den Gelatinekulturen nicht möglich war. Obgleich die Bakterien regelmäßig auf denselben Nährboden umgeimpft wurden und ich stets gleichalterige Kulturen benutzte, nahm ihre Empfindlichkeit mit der Zeit sehr erheblich ab. Es handelte sich hier ohne Zweifel um eine Einwirkung des veränderten Nährbodens, die die Reizbarkeit der Bakterien langsam abschwächte; denn es zeigte sich während der sich auf zwei Monate erstreckenden Beobachtungszeit, daß die untere Reizschwelle von NH_4Cl sich nach oben verschob, bis sie am Ende dieser Zeit ungefähr das 100fache ihres ursprünglichen Wertes erreicht hatte und bei 0,5 % lag. Später trat dann auch eine deutliche Abnahme der Bewegungsfähigkeit ein, und dieser Grund veranlaßte mich, die erwähnte Erscheinung nicht weiter zu verfolgen, sondern nach einem Kulturmedium zu suchen, in welchem die Bakterien bei gleichbleibenden äußeren Bedingungen gut beweglich sind und sich auch in ihrem chemotaktischen Verhalten als konstant erweisen. Diesen Anforderungen entspricht das Erbsendekokt. Sie wachsen darin sehr schnell und schon 1—2 Tage nach der Übertragung aus Gelatine hat man ausgezeichnetes Versuchsmaterial.

Mit Hilfe dieser Kulturen gelang es nun, weitere Belege für die eben konstatierte, allgemeine Tatsache, daß die Reizstimmung der Bakterien Veränderungen unterworfen sein kann, die von äußeren Bedingungen abhängen, zu erbringen. Eine nunmehr vorgenommene erneute Prüfung der Reaktionsfähigkeit gegenüber einigen Salzen führte nämlich zu dem überraschenden Resultat, daß die Bakterien sehr stark auf K_2HPO_4 und Na_2HPO_4 reagierten — wogegen die auf Gelatine gewachsenen indifferent waren — und daß ferner die Anlockung durch Ammoniumchlorid und -Nitrat nur sehr schwach war.

Was die Ursache dieser merkwürdigen Erscheinung betrifft, so lag es nahe, daran zu denken, daß die veränderte Konsistenz des Nährmediums die Umstimmung bedingt haben könnte. Ich impfte deshalb die Bakterien in Erbsendekoktgelatine, in welcher

das Erbsenextrakt dieselbe Konzentration besaß, wie in dem flüssigen Nährboden. Die Gelatine war durch vorherige Behandlung mit schwacher Essigsäure und mehrmaliges Auswaschen mit Wasser von Salzen möglichst befreit. Abgesehen von der Gelatine besaß also dieser Nährboden dieselbe Zusammensetzung wie der flüssige. Die Bakterien wuchsen darauf sehr gut und eine vorgenommene Prüfung ergab auch das Ausbleiben der Reaktion auf K_2HPO_4. Dieser Versuch schien also die obige Vermutung zu bestätigen. Es stellte sich jedoch bald heraus, daß sie nicht zutrifft, da ein wesentlicher Punkt in der eben entwickelten Argumentation nicht berücksichtigt worden ist. Wenn sie richtig wäre, müßte offenbar das Auftreten der Reaktion auf K_2HPO_4 unabhängig von der Natur des flüssigen Nährbodens sein, vorausgesetzt, daß es nicht mehrere Bedingungen gibt, die diese Umstimmung einleiten. Ich versuchte, um zugleich die chemische Zusammensetzung der Flüssigkeit genau kontrollieren zu können, die Bakterien in eiweißfreien Nährlösungen (Uschinsky, Fränkel) zu kultivieren, jedoch ohne Erfolg (vgl. p. 221). Darauf impfte ich sie in eine Faulflüssigkeit, die einem alten Aufguß getrockneter Blätter entstammte und welcher pro 25 ccm zwei Erbsen zugesetzt waren. Dreimaliges, an aufeinander folgenden Tagen je $^1/_2$ Stunde vorgenommenes Kochen im Dampfsterilisator genügt, um eine sterile Nährlösung zu erhalten. Die in dieser Lösung gewachsenen Bakterien erwiesen sich, wie die der Gelatinekulturen, indifferent gegen K_2HPO_4. Der Aggregatzustand des Nährbodens kann hier also nicht der die Umstimmung bewirkende Faktor sein. Auch können die in dem Blattaufguß vorhandenen Stoffe, wie sogleich gezeigt werden soll, nicht verantwortlich gemacht werden, was übrigens schon deshalb sehr wahrscheinlich ist, weil die Gelatine diese Stoffe nicht enthielt. Man könnte vielleicht daran denken, daß in dem Aufguß erhebliche Mengen von Phosphaten vorkämen, die natürlich die Reizbarkeit abgestumpft hätten. Die Prüfung mit Ammoniummolybdat ergab indessen das Vorhandensein von nur äußerst geringen, kaum nachweisbaren Mengen, die jedenfalls den Phosphatgehalt des reinen Erbsendekokts nicht übertreffen. Unter diesen Umständen lag es nicht fern, daran zu denken, daß vielleicht die Reaktion des Nährbodens die ausschlaggebende Rolle spiele, eine Annahme, die sich denn auch als die richtige erwies. Die Gelatine war, wie gewöhnlich, durch etwas Natriumkarbonat schwach alkalisch gemacht worden, während in dem flüssigen Nährboden die Reaktion nicht

weiter beachtet worden war. Eine Prüfung daraufhin ergab, daß der reine, filtrierte, aber ungeklärte Erbsendekokt neutral reagiert, der Blattaufguß dagegen reagierte schwach alkalisch, wahrscheinlich infolge der Alkali bildenden Tätigkeit von Fäulnisbakterien. Nun ist Bazillus z ein Säurebildner und säuert neutrale und sehr schwach basische Nährlösungen an. Impft man ihn in wässerigen Erbsenaufguß, so reagiert er auf Phosphate; letztere Reaktion tritt indessen nicht auf, wenn das flüssige Nährsubstrat[1]) durch Hinzufügen einiger Tropfen Kalilauge oder zehnprozentiger $NHCO_3$-Lösung vorher alkalisch gemacht worden war. Daraus geht also ohne Zweifel hervor, daß die $H^{\cdot}$-Ionen die Empfindlichkeit gegen Phosphate zu wecken vermögen, während die OH'-Ionen im entgegengesetzten Sinne umstimmend wirken. Man kann die Nährflüssigkeit vor der Impfung resp. Sterilisation mit Mineral- oder organischen Säuren (ich benutzte HCl, HNO_3, CH_3CO_2H, $CO_2H\,CO_2H$) bis zur deutlichen Rotfärbung des Lackmus ansäuern und erhält ebenfalls die Reaktion auf Phosphate.

Ich möchte nicht unterlassen, ausdrücklich hervorzuheben, daß die Beweglichkeit der Bakterien durch die Zugabe der geringen Säuremengen oder die von ihnen selbst produzierte Säure nicht die geringste Einbuße erlitten hatte, und daß die sauren Kulturen im Vergleich zu den alkalischen in keiner Weise nachteilig beeinflußt waren.

Aus den mitgeteilten Beobachtungen entspringen nun die weiteren Fragen, ob die Reaktion auf Phosphate die einzige ist, die durch die Wirkung der Säureionen geweckt wird, ob es ferner auch Reizbarkeiten gibt, die umgekehrt durch die Wirkung der $H^{\cdot}$-Ionen ausgeschaltet und durch die OH'-Ionen geweckt werden und drittens, ob die Bakterien anderen Stoffen gegenüber ihre Reaktionsfähigkeit im sauren und alkalischen Medium unverändert bewahren.

Einen Stoff zu finden, der ebenso wie Dikalium- und -natriumphosphat wirkt, gelang bisher nicht. Auch fand ich keinen Reizstoff, dessen Wirkung durch die $H^{\cdot}$-Ionen gänzlich aufgehoben,

1) Man kann außer Erbsendekokt mit demselben Erfolge auch andere Nährlösungen benutzen. Bei Kultivierung der Bakt. in einer Lösung, die folgende Subst. enthielt: Asparagin 0,5 ‰, Pepton 0,2 ‰, Glykose 2 ‰, $MgSO_4$ Spur, KCl Spur, erhielt ich dieselbe Umstimmung. Daß im folgenden immer mit Erbsendekokt gearbeitet wurde, hat allein den praktischen Grund, daß die Bakterien darauf sehr gut gedeihen und ausgezeichnet beweglich sind.

durch die OH'-Ionen dagegen geweckt wird. Indessen zeigte es sich, wie ich oben schon bemerkte, daß die Empfindlichkeit der Bakterien gegenüber Ammoniumchlorid und -nitrat durch das saure Medium erheblich abgeschwächt wird. Aus folgender Zusammenstellung sind die quantitativen Verhältnisse ersichtlich[1]):

Konzentrationen des Salzes in Mol	Bakterien im sauren Medium		Bakterien im alkalischen Medium	
	NH_4Cl M. G. = 53,54 [2])	NH_4NO_3 M. G. = 80,04	NH_4Cl	NH_4NO_3
8/10	a_1	a_1	a_3	a_3
4/10	a_1	a_1	a_3	a_3
2/10	o-a_1	o-a_1	a_3	a_3
1/10	?	?	a_3	a_3
8/100	o	o	a_3	a_3
4/100	o	o	a_2	a_2
2/100	o	o	a_1	a_1
1/100	o	o	o-a_1	o-a_1
8/1000	o	o	?	o-a_1
6/1000	o	o	o	o

Die untere Reizschwelle, als welche wir diejenige Konzentration betrachten, bei der eine Reaktion noch gerade deutlich wahrnehmbar ist (in der Tabelle o-a_1 bezeichnet), ist also im sauren Medium um etwa das 20 fache nach oben verschoben.

Wir haben damit zwei Stoffgruppen kennen gelernt, auf die die Bakterien je nach den herrschenden Bedingungen verschieden reagieren und können hieraus folgern, daß der Reaktion auf K_2HPO_4 und Na_2HPO_4 einerseits, auf NH_4Cl und NH_4NO_3 verschiedene Sensibilitäten zugrunde liegen müssen. Diese Tatsache läßt sich auch durch die Methode der gegenseitigen Abgleichung erweisen, deren Prinzip schon in der Einleitung (p. 219) erörtert wurde. Hier muß ich noch einige Bemerkungen einschalten, die für die Versuchsanstellung wichtig sind. Wenn wir untersuchen wollen, ob ein Reizmittel a die Bakterien gegen ein zweites b abstumpft, so müssen wir dem Medium, in dem sich die Bakterien befinden, eine bestimmte Menge von a hinzufügen und die Kapillare

1) Die Bezeichnungen a_3, a_2, a_1, o-a_1, sind in demselben Sinne gebraucht wie bei Pfeffer (vgl. Tübinger Unters. Bd. II, p. 599). Sie sollen verschiedene Grade der Anlockung ausdrücken.

2) Unter M. G. ist das Molekulargewicht der wasserfreien Substanz zu verstehen.

mit b füllen. In dieser Form ist jedoch der Versuch noch nicht richtig. Nehmen wir zB. an, die in der Kapillare befindliche Konzentration von b wäre mit der außen befindlichen von a physiologisch gleichwertig, so können wir auch in dem Falle, daß beide Stoffe verschiedene Reizakte auslösen, keine Ansammlung erwarten; die am Kapillarmund befindlichen Bakterien würden sich dann gleichsam in der Lage eines Stückes Eisen befinden, das von zwei gleichstarken Magneten in entgegengesetzten Richtungen gleichstark angezogen wird[1]). Auf der anderen Seite würde, wenn a repulsiv wirkt, b dagegen indifferent, eine Ansammlung in der Kapillare eine anlockende Wirkung von b vortäuschen können, die einfach dadurch hervorgerufen wird, daß die Bakterien, das Außenmedium fliehend, in die Kapillare getrieben werden. In Wirklichkeit trifft dies nun nicht immer so präzise zu, wie eben dargelegt wurde und man kann beobachten, daß unter Umständen bei Darbietung physiologisch gleichwertiger Lösungen der beiden spezifisch verschiedenen Anlockmittel a und b Ansammlung am Kapillarmunde erfolgt. Genauere Schwellenbestimmungen sind aber bei dieser Versuchsmethode jedenfalls ausgeschlossen. Wir müssen, um einwandsfreie Resultate zu erzielen, im homogenen Medium[2]) arbeiten, d. h. die Kapillare muß außer dem Stoffe b noch den Stoff a in gleicher Konzentration wie das Außenmedium enthalten. Nur so läßt sich für den Reizwert von b unter den gebotenen Bedingungen ein sicheres Urteil gewinnen. — Nach dem Ausfall des Resultats hat sich dann, wie leicht ersichtlich, die weitere Versuchsanstellung zu richten. Hat sich ergeben, daß a und b gegenseitig eine abstumpfende Wirkung auf die Bakterien ausüben, so wird man bei Bestimmung der Unterschiedsschwelle der Kapillare von dem Stoffe des Außenmediums nichts hinzufügen dürfen. Stumpft dagegen der eine Stoff (a) die Reizbarkeit der Bakterien gegen den anderen (b) nicht ab, womit bewiesen wäre, daß beide verschiedene Reizvorgänge auslösen, und es handelt sich darum, für b die untere Reizschwelle zu bestimmen, während sich die Bakterien in a befinden, so muß immer im homogenen Medium gearbeitet werden.

1) Eine eingehende Beurteilung dieser Verhältnisse wird nicht außer acht lassen dürfen, daß die in der Lösung des Reizstoffs befindlichen Bakterien einer diffusen Reizwirkung ausgesetzt sind, welche mit der von demselben Agens ausgehenden, aber einseitig wirkenden nicht identisch ist.

2) Siehe Rothert a. a. O., Flora, Bd. 88, p. 484—485. — Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 39 (1904), p. 11—12.

Aus der folgenden tabellarischen Übersicht ist zu ersehen, wie sich Dikaliumphosphat und Ammoniumchlorid resp. -nitrat in ihren Wirkungen gegeneinander verhalten.

1. Bakterien im sauren Medium, das $^1/_{100}$ Mol $= 0{,}0535\,\%$ NH_4Cl enthält.

K_2HPO_4 homogen[1]): $^1/_{100}$[2]) a_3, $^5/_{1000}$ a_1, $^4/_{1000}$ a_1, $^3/_{1000}$ o-a_1.
M. G. = 174,30

2. Bakterien im sauren Medium, das $^1/_{100}$ Mol $= 0{,}0800\,\%$ NH_4NO_3 enthält.

K_2HPO_4 homogen: $^1/_{100}$ a_3, $^5/_{1000}$ a_1, $^4/_{1000}$ a_1, $^3/_{1000}$ o-a_1.

3. Bakterien im sauren Medium, das $^1/_{10}$ Mol NH_4Cl enthält.

K_2HPO_4 homogen: $^1/_{100}$ a_3, $^5/_{1000}$ a_1, $^4/_{1000}$ a_1, $^3/_{1000}$ o-a_1.

4. Bakterien im sauren Medium, ohne Zusatz.

K_2HPO_4: $^1/_{100}$ a_3, $^6/_{1000}$ a_2, $^4/_{1000}$ a_1, $^3/_{1000}$ o-a_1, $^2/_{1000}$? $^1/_{10000}$ o.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß die untere Reizschwelle von K_2HPO_4 durch Zugabe von NH_4Cl oder NH_4NO_3 in das saure Nährmedium nicht verschoben wird. Ganz analog ist das Verhalten der Bakterien im alkalischen Medium:

5. Bakterien im alkalischen Medium, welches $^1/_{100}$ Mol K_2HPO_4 enthält.

NH_4Cl homogen: $^1/_{10}$ a_3, $^4/_{100}$ a_1, $^3/_{100}$ a_1, $^2/_{100}$ a_1, $^1/_{100}$ o-a_1, $^8/_{1000}$? $^5/_{1000}$ o.

NH_4NO_3 homogen: $^1/_{10}$ a_3, $^4/_{100}$ a_2, $^2/_{100}$ a_1, $^1/_{100}$ o-a_1, $^8/_{1000}$? $^5/_{1000}$ o.

Die letzteren Werte zeigen eine gute Übereinstimmung mit den p. 229 angeführten; eine Abstumpfung der Reizbarkeit gegenüber NH_4Cl und NH_4NO_3 findet demnach durch K_2HPO_4 nicht statt. Beiden Stoffgruppen entsprechen also verschiedene Sensibilitäten.

Nach derselben Methode läßt sich auch leicht entscheiden, ob die Reaktion gegen NH_4Cl und NH_4NO_3 auf demselben Reizvorgang beruht oder nicht. Versetzt man die in alkalischer Nähr-

1) Diese Bezeichnung bedeutet hier also, daß in der Kapillare außer K_2HPO_4 $^1/_{100}$ Mol NH_4Cl ist.

2) Die Bezeichnung Mol ist der Kürze halber hier und in allen folgenden Tabellen weggelassen.

flüssigkeit gewachsenen Bakterien mit $^2/_{100}$ Mol NH_4Cl, so verhalten sie sich gegen eine doppelt so hohe Konzentration von NH_4NO_3 vollkommen indifferent; der reziproke Versuch (NH_4NO_3 gegen NH_4Cl) führt zu demselben Resultat. Somit ergibt sich, was nach dem Vorstehenden schon wahrscheinlich war, daß beide Salze denselben Reizvorgang auslösen.

Es mußte nun weiterhin untersucht werden, wie sich die Bakterien in den beiden Medien verhalten, wenn ihnen in der Kapillare Salze geboten werden, die die Anionen und Kationen der eben unter bestimmten Bedingungen als Lockmittel erkannten Stoffe in anderer Kombination enthalten, wenn also die Kapillare einmal mit einer Lösung von $(NH_4)_2HPO_4$, zweitens mit Lösungen von KCl bezw. $NaCl$ oder KNO_3 bezw. $NaNO_3$ gefüllt ist. Dabei ergibt sich, daß Diammoniumphosphat für die im alkalischen und sauren Medium befindlichen Bakterien ein starkes Lockmittel ist, während die Bakterien durch Kalium- und Natriumchlorid ebensowenig wie durch die Nitrate dieser beiden Metalle angelockt werden. Prüft man ferner, wie sich die Bakterien im sauren und alkalischen Medium gegen $(NH_4)_2HPO_4$ verhalten, wenn diesen K_2HPO_4 [1]) oder NH_4Cl resp. NH_4NO_3 zugesetzt sind, so zeigt sich, daß das K_2HPO_4 im sauren Medium gegen $(NH_4)_2HPO_4$ abstumpft, im alkalischen aber nicht, während andererseits die beiden Ammonsalze die Reaktion auf $(NH_4)_2HPO_4$ im sauren Medium unbeeinflußt lassen, sie im alkalischen dagegen (innerhalb bestimmter Grenzen) verhindern. Umgekehrt ließ sich feststellen, daß das $(NH_4)_2HPO_4$, wenn es dem alkalischen Medium zugegeben wird, die Reaktion auf NH_4Cl und NH_4NO_3 hindert, im sauren Medium gegen K_2HPO_4 abstumpft. Hieraus folgt mit Sicherheit, daß das $(NH_4)_2HPO_4$ in den beiden Medien durch verschiedene Sensibilitäten wahrgenommen wird.

Zugleich erscheint dieses Resultat geeignet, zu entscheiden, welche Bestandteile (Ionen) in den gebotenen Lösungen die wirksamen sind, indem es die Annahme sehr wahrscheinlich macht, daß im sauren Medium bestimmte phosphorhaltige Anionen die Anlockung bedingen, während im alkalischen das Kation $NH_4^{\cdot}$ eine solche Wirkung ausübt — eine Annahme, aus der sich ohne

1) Geschieht die Zugabe der K_2HPO_4-Lösung zum sauren Medium, so muß letztere, da sie schwach alkalisch reagiert, vorher mit etwas H_3PO_4 schwach angesäuert werden. Es entsteht dadurch etwas KH_2PO_4, dessen Menge aber im Vergleiche zu der des K_2HPO_4 sehr klein ist.

weiteres ergibt, daß eine Kombination beider Ionen (das Ammoniumphosphat) in beiden Medien ein Reizmittel sein muß. Bestimmte Angaben darüber zu machen, welche Anionen als die beim sauren Medium wirksamen in Frage kommen, ist deshalb nicht ganz leicht, weil die Dissoziationsverhältnisse der Phosphorsäure und dementsprechend auch der Phosphate ziemlich komplizierte sind. Es ist bekannt, daß die Phosphorsäure eine relativ schwache Säure ist, d. h., daß die Menge freier $H^{\cdot}$-Ionen verhältnismäßig gering ist. Ihre elektrische Leitfähigkeit, die wir infolge der großen Geschwindigkeit der H-Ionen proportional der Stärke der Säure setzen können, verhält sich zu der der stark dissoziierten Salz- oder Salpetersäure bei äquivalenten Lösungen etwa wie 7 : 100. Es können somit nicht alle drei H-Atome im Ionenzustande existieren, vielmehr treten in meßbarer Menge nur die Ionen $H^{\cdot}$ und H_2PO_4' auf. Die Ionen HPO_4'' und PO_4''' sind nur in sehr geringen Beträgen vorhanden. Das Dikaliumphosphat ist nun im wesentlichen nach der Formel dissoziiert:

$$K_2HPO_4 = 2\,K^{\cdot} + HPO_4''$$

Bei Anwesenheit der Anionen HPO_4'' tritt eine Tendenz zu hydrolytischer Spaltung auf, die nach der Formel

$$HPO_4'' + H_2O = H_2PO_4' + OH'$$

vor sich geht und dadurch erklärt sich die schwach alkalische Reaktion des Dikalium- (resp. natrium-)phosphats und das Vorhandensein einer geringen Menge von H_2PO_4'-Ionen in den Lösungen dieser Salze[1]).

Wenn wir uns also auf den Boden der Ionenlehre stellen, so wäre zunächst zu entscheiden, ob bei K_2HPO_4-Lösungen die Kationen $K^{\cdot}$ oder die Anionen HPO_4'', H_2PO_4', OH' die wirksamen sind. Daß die $K^{\cdot}$-Ionen die Anlockung nicht bedingen können, folgt daraus, daß andere, stark dissoziierte Kaliumsalze wie KCl und KNO_3 gänzlich unwirksam sind. Auch die OH'-Ionen kommen nicht in Betracht; denn erstens sind sie in Lösungen von etwa $^1/_{100}$ Mol nur in sehr geringen Mengen vorhanden, zweitens aber konnte direkt gezeigt werden, daß die Bakterien von mit Phosphorsäure angesäuertem Dikaliumphosphat (einem Gemisch von K_2HPO_4 und KH_2PO_4) mit gleicher Intensität angezogen werden. Wenn daher auch durch schwache Kalilauge (0,01 %) auf Bakterien,- die sich im sauren Medium befanden, eine geringe Reizwirkung erzielt werden konnte, so kann dieses Ergebnis die Tatsache nicht beeinträchtigen, daß beim K_2HPO_4 die OH-Ionen

1) Vgl. Ostwald, Grundl. d. anorg. Chemie. Leipzig 1900, p. 504 u. 372.

als Reizstoffe eine nur verschwindend geringe Rolle spielen können. Es bleiben also die Ionen HPO_4'' und H_2PO_4', von denen erstere an relativer Menge bedeutend vorwiegen. Da ich bei Darbietung freier Phosphorsäure, welche als Anionen hauptsächlich H_2PO_4' enthält, nicht beobachten konnte, daß Bakterien, die auf K_2HPO_4 reagieren, angelockt werden, möchte ich annehmen, daß den HPO_4''-Ionen der wesentlichste Anteil an der Reizung zukommt, wenigstens soweit es sich um Verwendung stark verdünnter Lösungen handelt.

Nun ist aber nicht zu vergessen, daß wir bei Konzentrationen, bei denen der Betrag der undissoziierten Moleküle Werte erreicht, die nicht mehr vernachlässigt werden dürfen, nicht vorhersagen können, inwieweit die letzteren an der Reizung beteiligt sind, zumal da keineswegs ausgeschlossen ist, daß der Perzeptionsakt, durch welchen die Molekülwirkung wahrgenommen wird, mit demjenigen, den die Ionenwirkung auslöst, identisch ist. Schon Buller[1]), dessen Ergebnisse übrigens ebenso wie die meinigen mit der Dissoziationstheorie gut in Einklang zu bringen sind, hat hierauf hingewiesen. In der Tat sprechen auch Beobachtungen Pfeffers[2]) für eine Wirkung des undissoziierten Anteils neben Ionenwirkung; Bakterium termo reagierte auf eine Lösung von $CaCl_2$, die 0,2% dieses Salzes enthielt, fast ebenso stark wie auf eine 40prozentige, in der mehr als $^4/_5$ Salz undissoziiert ist[3]). Eine Repulsion tritt bei Darbietung einer so hohen Konzentration nicht ein. Im Prinzip ist auch keineswegs einzusehen, weshalb in den Salzlösungen nur die Ionen wirken sollten, da es doch unter den Stoffen, die in Lösung gar nicht dissoziiert sind, eine beträchtliche Zahl gibt, welche wir zu den besten Reizmitteln zählen können. — Übrigens bietet sich dann, wenn bestimmte Radikale von Verbindungen, die in Lösung stark dissoziiert sind, in organische, nicht dissoziationsfähige Verbindungen eintreten können, ein Mittel, der Frage, ob Ionenwirkung vorliegt, näher zu kommen, und Ostwald[4]) hat bereits darauf hingewiesen, daß die Anlockung der Farnspermatozoiden durch apfelsaure Salze wahrscheinlich auf der Wirkung des Apfelsäureanions beruht, da der Apfelsäurediäthylester unwirksam ist. Immerhin ist damit noch nicht ganz einwandfrei bewiesen, daß nicht auch die undissoziierten Moleküle der apfelsauren Salze

1) Buller, Annals of Botany, Vol. 14 (1900), p. 563.

2) Pfeffer, Tübinger Unters. II, p. 603.

3) Vgl. Kohlrausch und Holborn, Leitvermögen der Elektrolyte. Leipzig 1898, p. 145.

4) Ostwald, Zeitschr. für physikal. Chemie, Bd. XIII, 1894, p. 378.

bei der Anlockung beteiligt sind. Über diesen Punkt Aufklärung zu erlangen, wäre theoretisch eine Möglichkeit darin gegeben, daß man den Dissoziationsgrad eines Elektrolyten durch Hinzufügen eines Salzes, welches mit dem zu untersuchenden ein Ion gemeinsam hat, herabsetzen kann. Die praktische Durchführung dürfte hier zwar einige Schwierigkeiten bieten, doch zweifle ich nicht, daß es bei Auswahl geeigneter Versuchsobjekte gelingen wird, brauchbare Resultate zu erzielen. Daß es möglich ist, für den Fall, daß die Wirkung des einen Stoffes eine abstoßende, die des anderen eine anziehende ist, mit Hilfe dieser Methode zu eindeutigen Ergebnissen zu gelangen, hat neuerdings Shibata[1]), der mit Isoëtesspermatozoiden experimentierte, nachgewiesen. Er konnte zeigen, daß bei der Repulsionswirkung von Säuren und Basen der undissoziierte Anteil unbeteiligt ist, der Effekt also nur von den $H^{\cdot}$- bezw. OH'-Ionen ausgeht[2]).

Kehren wir indessen zu den Versuchen zurück! Nachdem sich herausgestellt hatte, daß die Kultur im sauren und alkalischen Medium auf die Reizbarkeit der Bakterien umstimmend einwirkt, mußte sich die Frage aufdrängen, wie sich die Bakterien beim plötzlichen Übertragen vom sauren ins alkalische Medium verhalten und umgekehrt. Die bisherige Versuchsanstellung war ja so, daß die Bakterien aus der Gelatinekultur in den neutralen resp. schwach angesäuerten oder alkalischen Erbsendekokt übergeimpft und, nachdem sie gut gewachsen waren, was bei Zimmertemperatur etwa 36 Stunden bis zwei Tage in Anspruch nimmt, auf ihre Reaktionsfähigkeit geprüft wurden. Wenn nun die schwach saure, bakterienhaltige Nährflüssigkeit schwach alkalisch gemacht wird und man prüft jetzt, ob die Bakterien noch auf K_2HPO_4 oder Na_2HPO_4 reagieren, so zeigt sich, daß selbst bei Anwendung sehr hoher Konzentrationen dieser Salze ($^8/_{10}$ Mol.), die im sauren Medium eine außerordentlich starke Ansammlung am Kapillarmund hervorrufen, keine Anlockung zu erkennen ist. Die OH-Ionen haben also sofort bei ihrem Auftreten eine erhebliche Stimmungsänderung

1) Shibata, Studien über die Chemotaxis der Isoëtesspermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 41 (1905), p. 561.

2) Um einen Analogiefall anzuführen, möchte ich noch die Untersuchungen von M. Bial (Zeitschr. f. physikal. Chem., Bd. 40 (1903), p. 516 ff. u. 522 ff.) nennen, der fand, daß die hemmende Wirkung verschiedener Säuren auf die Gärtätigkeit der Hefe der Stärke der Säuren, also der Menge der H-Ionen parallel geht, und weiter feststellen konnte, daß man durch Zugabe eines Salzes zu der Säure deren Wirkung erheblich abschwächen kann.

der Bakterien bewirkt. Etwas anders liegen die Verhältnisse, wenn man das alkalische, bakterienhaltige Nährmedium ansäuert; die Empfindlichkeit gegen K_2HPO_4 wird dann nicht sofort geweckt. Es dauert oft 12 und mehr Stunden, bis die Reaktion auf K_2HPO_4 deutlich auftritt (ich konnte leider für diese Zeit keine genauen Werte erhalten, was wahrscheinlich auf unkontrollierbare Differenzen in den Kulturen zurückzuführen ist), und diese relativ lange Zeit hat zur Folge, daß die Bakterien oft an Beweglichkeit stark einbüßen und dann für die Beobachtung untauglich sind. Man verfährt daher zweckmäßig so, daß man die Bakterien in eine nur sehr schwach alkalische Nährlösung impft. Sie säuern diese bald an und man kann so feststellen, daß die ursprünglich gegen K_2HPO_4 indifferenten Organismen jetzt stark auf das Salz reagieren. Erwähnenswert ist hier auch das Verhalten der Bakterien gegenüber $(NH_4)_2HPO_4$. Hierauf reagieren sie bekanntlich im sauren wie im alkalischen Medium und demgemäß kann auch weder ein Alkalischmachen des sauren, noch ein Ansäuern des alkalischen Nährbodens die Reaktion zum Schwinden bringen.

Es mag naheliegen, auch über das Verhalten der Bakterien im neutralen Medium Aufschluß zu verlangen. Man könnte vielleicht erwarten, daß hier die durch Einwirkung der $H^{\cdot}$- und OH'-Ionen bedingten Veränderungen der Reizbarkeit ausbleiben. Daß die Entscheidung hierüber nicht leicht ist, folgt schon daraus, daß zum Hervorrufen der besprochenen Reaktion auf Phosphate äußerst geringe Säuremengen ausreichen, deren Nachweis selbst mit Hilfe sehr empfindlicher Indikatoren auf Schwierigkeiten stößt. Ein weiterer Grund, der die Erlangung präziser Resultate sehr erschwert, ist der, daß die Bakterien selbst Säure bilden und den neutralen Boden daher schnell ansäuren. Auch durch vorheriges Alkalischmachen kann man den gewünschten Erfolg nicht erreichen, da dann viele Nachwirkungen mitspielen, die sich nur langsam ausgleichen. Der einzige Weg wäre also der, daß man fortwährend zur Neutralisation der gebildeten Säure eine äußerst schwach alkalische Flüssigkeit zufließen ließe. Dem stellen sich aber aus begreiflichen Gründen viele technische Schwierigkeiten entgegen, sodaß ich vorläufig davon Abstand genommen habe, diesem Punkte weitere Aufmerksamkeit zu schenken.

Schon oben (p. 228) wurde darauf hingewiesen, daß die Frage noch einer Untersuchung bedürfe, ob es Reizstoffe gibt, deren anlockende Wirkung von der Reaktion der Nährflüssigkeit unab-

hängig ist, auf welche also die Bakterien im sauren und alkalischen Medium in gleicher Weise reagieren. Im $(NH_4)_2HPO_4$ haben wir bereits einen solchen Stoff kennen gelernt, doch liegen hier die Verhältnisse so, daß dieses Salz bei den im sauren Medium befindlichen Bakterien einen anderen Perzeptionsvorgang auslöst als bei den im alkalischen gewachsenen. Diese Vorgänge sind, wie wir sahen, identisch mit den von K_2HPO_4 resp. Na_2HPO_4 und von NH_4Cl resp. NH_4NO_3 in den entsprechenden Medien ausgelösten. Es handelt sich hier also nur um eine in einem Salze vereinigte Kombination zweier bedingungsweise in Kraft tretenden Reizwirkungen. Wesentlich verschieden davon ist die Wirkung des **Asparagins**. Das Asparagin (M. G. = 132), ein in Lösung undissoziierter Körper, ist ein sehr starkes Lockmittel. Seine untere Reizschwelle liegt bei $^8/_{100000}$ Mol. (= 0,000107 %), und zwar ist sie für Bakterien im sauren und alkalischen Medium dieselbe. Die Unterschiedsschwelle beträgt ungefähr 17. Die untere Reizschwelle bleibt nun, wie folgende Zusammenstellung beweist, unverändert, gleichgültig ob sich in dem Bakterienmedium K_2HPO_4, $(NH_4)_2HPO_4$, NH_4Cl oder NH_4NO_3 befinden.

Die Außenflüssigkeit enthält pro Liter	Reaktion auf Asparagin (in homogener Lösung)				
	$^5/_{1000}$ Mol	$^8/_{10000}$ Mol	$^1/_{10000}$ Mol	$^8/_{100000}$ Mol	$^5/_{100000}$ Mol
$^5/_{100}$ Mol K_2HPO_4, M. G. = 174,30	a_2	a_1	a_1	?	0
$^5/_{100}$ Mol $(NH_4)_2HPO_4$, M. G. = 132,08 . .	a_2	a_1	a_1	?	0
$^1/_{10}$ Mol NH_4Cl, M. G. = 53,54	a_2	a_1	a_1	0-a_1	0
$^5/_{100}$ Mol NH_4NO_3, M. G. = 80,04	a_2	a_1	a_1	?	0

Die durch das Asparagin hervorgerufene Anlockung beruht demnach zweifellos auf einer besonderen Sensibilität, die mit den beiden besprochenen nicht identisch ist und durch die Reaktion des Nährmediums nicht beeinflußt wird.

2. Versuche mit *Spirillum rubrum*.

Nachdem somit durch die vorstehenden Versuche bewiesen ist, daß es Bakterien gibt, die ein Unterscheidungsvermögen für verschiedene Reizstoffe besitzen, erschien es wünschenswert, diese

Tatsache und einige daran anschließende Fragen in weiterem Umfange zu prüfen. Ein hierfür günstiges Objekt mußte vor allem die Eigenschaft besitzen, gegen möglichst viele Stoffe empfindlich zu sein, und dieser Forderung wird das schon von Pfeffer untersuchte *Spirillum rubrum* in hohem Maße gerecht. Die von Král bezogene Agarkultur dieser Spezies enthielt gut brauchbares Material. Da das *Spirillum* jedoch auf festen Böden ziemlich langsam wächst und da es ferner für die Vergleichung der Ergebnisse erforderlich schien, unter gleichen Bedingungen zu arbeiten, zog ich es auch in diesem Falle vor, Erbsendekokt als Kulturflüssigkeit zu verwenden. Die Bakterien wurden, ebenso wie Bazillus z aus der Gelatinekultur in kleine Erlenmeyersche Kolben von etwa 75 ccm Inhalt, die mit 25 ccm von dem Dekokt gefüllt waren, übertragen, und in einer konstanten Temperatur von 25° gehalten. Man erhält so nach 2—3 Tagen sehr gut bewegliches Material. Zunächst untersuchte ich, ob diese Bakterien ebenfalls eine durch die Reaktion des Nährbodens bedingte Umstimmung ihrer Reizbarkeit erfahren. Der Erfolg war ein negativer. *Spirillum rubum* ist gegen Säure und Alkali viel empfindlicher als Bazillus z, sodaß die für letzteren gültige Maximaldosis beider Arten von Ionen auf erstere tötend wirkt oder sie so stark schädigt, daß sie fast unbeweglich werden und dann für die Versuche selbstverständlich untauglich sind. Verwendet man Säure- und Alkalimengen innerhalb der zulässigen Grenzen, so weisen die in diesen Kulturen gewachsenen Spirillen keine Verschiedenheiten in der Reizstimmung auf. Die unteren Reizschwellen zeigen in beiden Fällen Abweichungen, die so gering sind, daß sie ohne Zweifel auf Rechnung der bei diesen Versuchen unvermeidlichen Versuchsfehler zu setzen sind. Ich benutzte deshalb zu allen weiteren Versuchen das neutrale Erbsendekokt.

Bei den Spirillen steht demnach als einzige Methode die der gegenseitigen Abgleichung zu Gebote. Die Stoffe, die auf ihre Reizwirkung untersucht wurden, waren ausschließlich Salze. Damit soll jedoch nicht gesagt sein, daß sich die Bakterien Lösungen undissoziierter Stoffe gegenüber durchgehends indifferent verhalten hätten. Es gibt vielmehr eine ganze Anzahl, die starke Anlockung hervorrufen, und ich nenne als einen nur das Pepton. Letzteres teilt aber mit anderen, ähnlich wirkenden, den Übelstand, daß es nicht rein darstellbar ist, und deshalb mußte von seiner Verwendung Abstand genommen werden. Für andere, in Lösung undissoziierte organische Stoffe, die diesen Nachteil nicht bieten, wie Asparagin,

Glykose, Dextrin usw. verbot sich eine ausgedehnte Benutzung aus dem anderen Grunde, daß ihr Reizwert demjenigen der anorganischen Salze nicht entfernt gleichkommt.

Um Wiederholungen in späteren Abschnitten zu vermeiden und ein Maß für die Stärke des Anlockungsvermögens der eingehender untersuchten Salze zu geben, lasse ich zunächst nachstehende Zusammenstellung folgen. Für die untere Reizschwelle ist wie oben die Bezeichnung o-a_1 gewählt. Es soll damit, wie erwähnt, eine gerade noch merkliche Ansammlung zum Ausdruck gebracht sein.

Konzentration der Salzlösung in Mol pro l	KCl M. G. = 74,5	NH_4Cl M. G. = 53,5	$CaCl_2$ M. G. = 111	$BaCl_2$ M. G. = 208,4	$SrCl_2$ M. G. = 158,6	$MgCl_2$ M. G. = 95,3	$Ca(NO_3)_2$ M. G. = 164	K_2SO_4 M. G. = 174	$(NH_4)_2SO_4$ M. G. = 132
1/10	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3
8/100	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3
4/100	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3
2/100	a_2	a_2	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3
1/100	a_2	a_2	a_3	a_2	a_3	a_3	a_3	a_2	a_2
5/1000	a_1	a_1	a_2	a_2	a_2	a_2	a_2	a_1	o-a_1
4/1000	o-a_1	o-a_1	a_2	a_2	a_2	a_2	a_2	o-a_1	?
3/1000	?	o	a_2	a_1	a_1	a_1	a_1	o	o
2/1000	o	o	a_1	a_1	a_1	a_1	a_1	o	o
1/1000	o	o	a_1	o-a_1	o-a_1	a_1	o-a_1	o	o
8/10000	o	o	a_1	?	o	o-a_1	?	o	o
5/10000	o	o	a_1	o	o	o	o	o	o
4/10000	o	o	?	o	o	o	o	o	o

Konzentration der Salzlösung in Mol. pro l	KNO_3 M. G. = 101	NH_4NO_3 M. G. = 80
6/10	a_1	a_2
4/10	a_1	a_2
2/10	o	a_1
1/10	o	a_1
8/100	o	?
6/100	o	o

Alle diese Werte beziehen sich auf 2—3 Tage alte Kulturen, von denen diejenigen ausgewählt wurden, die möglichst dicht gewachsen und sehr gut beweglich waren. Hier mit absoluter Exaktheit zu verfahren ist selbstverständlich unmöglich, und deshalb sind auch kleine Schwankungen der unteren Reizschwelle

unvermeidlich. Im obigen wurden daher Durchschnittswerte angegeben. Immerhin ist es bei einiger Sorgfalt leicht möglich, die Versuchsfehler auf ein Minimum herabzudrücken, sodaß ihr Spielraum $^2/_{10000}$ Mol nicht überschreitet, ein Wert, der bei der Beurteilung prinzipieller Resultate selbstverständlich nicht in Betracht kommt.

Weshalb die letzten beiden Salze (KNO_3 und NH_4NO_3), deren Reizwirkung eine außerordentlich geringe ist, hier mit aufgeführt wurden, wird sich aus den unten mitzuteilenden Versuchen ergeben. Ehe ich auf letztere eingehend zu sprechen komme, möchte ich nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß das Verhalten des mir zu Gebote stehenden *Spirillum rubrum* in mancher Beziehung abweicht von demjenigen, welches Pfeffer beobachtet hat[1]). Pfeffer fand zB. eine starke Anlockung durch Asparagin, worauf meine Spirillen nur sehr schwach reagierten. Auch gegen Kaliumchlorid und Kalziumchlorid verhielten sich meine Bakterien anders, indem KCl ein schwächeres Lockmittel als $CaCl_2$ war, während bei den Pfefferschen Versuchen das Umgekehrte der Fall gewesen zu sein scheint. Die für $CaCl_2$ von Pfeffer angegebene Repulsivwirkung, welche in höheren Konzentrationen ziemlich erheblich ist, fand auch ich, während ich sie bei NaCl, das ebenfalls ein starkes Reizmittel ist, nicht in dem Maße konstatieren konnte. In obigen Tabellen wurden die Repulsivwirkungen nicht weiter berücksichtigt, da sie für die folgenden Versuche keine ausschlaggebende Bedeutung haben. — Die erwähnten Differenzen sind nur so zu erklären, daß mir entweder eine andere Bakterienspezies oder -Varietät vorlag, als Pfeffer, oder daß dieselbe Art infolge irgend welcher Beeinflussungen ihre Eigenschaften geändert hat. Was von beiden zutrifft, vermag ich nicht zu entscheiden.

Es handelte sich nun darum, zu untersuchen, ob *Spirillum rubrum* ähnlich wie Bazillus z verschiedene Reizmittel zu unterscheiden imstande ist, mit anderen Worten, ob diese, gegeneinander geprüft, den Reizerfolg unverändert lassen oder aufheben. Wenn wir einmal ganz von den sich abspielenden physiologischen Vorgängen absehen, und die Frage rein rechnerisch betrachten, so ergeben sich folgende drei Möglichkeiten:

1. Der den Bakterien zugegebene Stoff a stumpft gegen den in der Kapillare befindlichen Stoff b ab und umgekehrt auch b gegen a.

---

1) Pfeffer, Tübinger Untersuchungen II, p. 614.

2. Der den Bakterien zugegebene Stoff a stumpft gegen den in der Kapillare befindlichen Stoff c nicht ab und umgekehrt auch c nicht gegen a.

3. Der den Bakterien zugegebene Stoff a stumpft gegen den in der Kapillare befindlichen d nicht ab, umgekehrt aber d gegen a.

Aus diesen drei Fällen lassen sich weitere Kombinationen ableiten, die indessen erst dann weiter verfolgt werden sollen, wenn entschieden ist, welche der Möglichkeiten realiter vorkommen.

Wenn sich die Spirillen in einer Lösung von $^1/_{100}$ Mol KCl befinden, so muß die Konzentration der KCl-Lösung in der Kapillare mindestens $^5/_{100}$ Mol betragen, damit eine merkliche Ansammlung erfolgt. Desgleichen ist bei Zugabe einer $^2/_{100}$ Mollösung zu den Bakterien eine $^1/_{10}$-Mollösung erforderlich, um eine eben deutliche Reizwirkung zu erhalten. Die Unterschiedsschwelle beträgt also etwa 5. Ganz exakt ist allerdings dieser Wert nicht, insbesondere beobachtet man, daß er bei Anwendung sehr schwacher Konzentrationen sich erhöht, umgekehrt bei starken Konzentrationen niedriger wird. Ähnliche Erscheinungen sind auch auf anderen Gebieten beobachtet, wie denn überhaupt die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes eine auf gewisse, je nach dem Untersuchungsobjekt mehr oder weniger enge Grenzen beschränkte ist. Da es jedoch hier nur auf die Konstatierung der Tatsache ankommt, daß eine Unterschiedsschwelle in meßbarer Größe vorhanden ist und deren Größe bei verschiedenen Konzentrationen in Betracht kommt, so kann ich hier von einer Diskussion des Weberschen Gesetzes und dessen Geltungsbereichs absehen, umso mehr, als am Schlusse dieser Arbeit sich Gelegenheit bieten wird, einige diesbezügliche Punkte kurz hervorzuheben.

Dieselben Verhältnisse, die für das KCl festgestellt wurden, gelten auch für das NH_4Cl. Werden nun die Bakterien in eine Lösung von $^1/_{100}$ KCl gebracht, während sich in der Kapillare außer $^1/_{100}$ KCl $^1/_{100}$ NH_4Cl befindet, so ist keine Anlockung zu beobachten. Ganz ebenso verhalten sich die Bakterien bei Anwendung anderer Konzentrationen beider Salze, vorausgesetzt, daß man mit äquivalenten Lösungen arbeitet. Es ist also kein Zweifel, daß KCl die Reaktion auf NH_4Cl unter diesen Umständen verhindert. Die relative Größe dieser abstumpfenden Wirkung, bemessen nach der Unterschiedsschwelle, ist wie bei obigen Versuchen = 5. Der reziproke Versuch führt zu prinzipiell demselben Resultate: NH_4Cl stumpft auch die Empfindlichkeit gegen KCl ab,

und zwar beträgt die Unterschiedsschwelle (bei Anwendung von $^2/_{100}$ oder $^1/_{100}$ Mol NH_4Cl) gleichfalls 5. Daraus geht mit Sicherheit hervor, daß die Bakterien bei gleichzeitiger Anwesenheit beider Salze keine Qualitäten, sondern nur Intensitäten zu unterscheiden vermögen, und auch diese nur in beschränktem Maße, soweit sie nämlich nicht im Bereich des durch die niedrigere der beiden Salzkonzentrationen bestimmten Gebietes der Unterschiedsschwelle liegen. Wir müssen also für KCl und NH_4Cl dieselbe Sensibilität annehmen.

K_2SO_4 und $(NH_4)_2SO_4$ zeigen insofern mit KCl und NH_4Cl Übereinstimmung, als für sie ungefähr dieselbe untere Reizschwelle (in Mol ausgedrückt) gilt und jedes Salz auch die Unterschiedsschwelle 5 aufweist. Prüft man ihre abstumpfende Wirkung gegeneinander, so ergibt sich, daß das eine Salz die Reizwirkung des anderen, im homogenen Medium und in gleicher molekularer Konzentration gebotenen aufhebt. Die Unterschiedsschwelle beträgt auch hier 5. So weit ist also die Analogie eine vollständige. Trotzdem unterscheiden sich nun diese Salze in ihrer Reizwirkung ganz wesentlich von den beiden besprochenen Chloriden. Wenn nämlich die Bakterien in einer Lösung von K_2SO_4 sind, und man prüft ihre Empfindlichkeit gegen KCl, so zeigt sich, daß diese unverändert ist. Umgekehrt verschiebt sich auch die untere Reizschwelle von K_2SO_4 nicht, wenn dem Bakterienmedium KCl zugegeben worden ist. Die weiteren, möglichen Kombinationen führen zu demselben prinzipiellen Ergebnis. Um die Übersichtlichkeit nicht zu erschweren, stelle ich hier die diesbezüglichen Versuche tabellarisch zusammen.

1. Bakterien in $^4/_{100}$ KCl[1]). Medium homogen.

Konzentration der Salzlösung	Reaktion auf K_2SO_4	Reaktion auf $(NH_4)_2SO_4$
$^1/_{10}$	a_3	a_3
$^5/_{100}$	a_3	a_3
$^2/_{100}$	a_3	a_3
$^1/_{100}$	a_1	a_2
$^5/_{1000}$	o-a_1	a_1
$^4/_{1000}$	?	o-a_1
$^2/_{1000}$	o	o

1) Diese zwar nicht ganz korrekte, aber kurze Ausdrucksweise mag der Bequemlichkeit wegen in Zukunft immer Verwendung finden. Es soll damit gesagt sein, daß dem Erbsendekokt, in dem sich die zu untersuchenden Bakterien befinden, soviel KCl zugegeben wurde, daß er im Liter davon $^4/_{100}$ Mol enthält.

2. Bakterien in $^1/_{100}$ KCl. Medium homogen.
Resultat dasselbe wie 1.

3. Bakterien in $^4/_{100}$ NH_4Cl. Medium homogen.

Konzentration der Salzlösung	Reaktion auf K_2SO_4	Reaktion auf $(NH_4)_2SO_4$
$^1/_{10}$	a_3	a_3
$^5/_{100}$	a_3	a_3
$^2/_{100}$	a_3	a_3
$^1/_{100}$	a_3	a_3
$^7/_{1000}$	a_1	a_1
$^4/_{1000}$	$0-a_1$	$0-a_1$
$^3/_{1000}$	0	0

4. Bakterien in $^1/_{100}$ NH_4Cl. Medium homogen.
Resultat dasselbe wie 3.

5. Bakterien in $^4/_{100}$ K_2SO_4. Medium homogen.

Konzentration der Salzlösung	Reaktion auf KCl	Reaktion auf NH_4Cl
$^1/_{10}$	a_3	a_3
$^4/_{100}$	a_3	a_3
$^1/_{100}$	a_3	a_3
$^7/_{1000}$	a_1	a_1
$^4/_{1000}$	$0-a_1$	$0-a_1$
$^3/_{1000}$	0	0

6. Bakterien in $^1/_{100}$ K_2SO_4. Medium homogen.
Resultat dasselbe wie 5.

7. Bakterien in $^4/_{100}$ $(NH_4)_2SO_4$. Medium homogen.

Konzentration der Salzlösung	Reaktion auf KCl	Reaktion auf NH_4Cl
$^1/_{10}$	a_3	a_3
$^4/_{100}$	a_3	a_3
$^1/_{100}$	a_2	a_2
$^7/_{1000}$	a_1	a_1
$^4/_{1000}$	$0-a_1$	?
$^3/_{1000}$	0	0

8. Bakterien in $^1/_{100}$ $(NH_4)_2SO_4$. Medium homogen.

Resultat dasselbe wie 7.

Es bedarf keiner Erwähnung, daß bei all diesen Versuchen nur mit Konzentrationen gearbeitet werden darf, die auf die Bakterien keine schädlichen Nebenwirkungen ausüben. Vor allem ist darauf zu achten, daß die Beweglichkeit nicht beeinflußt ist, denn damit würde sich nicht nur die Ansammlung verzögern, sondern es ist auch die Empfindlichkeit der Organismen unter solchen Umständen meist erheblich geschwächt. Aus diesem Grunde ist es zu vermeiden, die Bakterien in eine Lösung von $^1/_{10}$ $(NH_4)_2SO_4$ zu bringen, während sie durch $^1/_{10}$ KCl keine sichtbare nachteilige Beeinflussung erfahren.

Überblicken wir das Ergebnis der oben verzeichneten Versuchsreihen, so geht daraus mit voller Klarheit hervor, daß wir es mit zwei getrennten Sensibilitäten der Bakterien, einer für KCl und NH_4Cl, die beide nicht unterschieden werden, einer anderen für K_2SO_4 und $(NH_4)_2SO_4$, für welche dasselbe gilt, zu tun haben. Die unteren Reizschwellen zeigen in der Tat eine sehr gute Übereinstimmung mit den Werten, die auf p. 239 zusammengestellt sind. Gleichzeitig ist damit bewiesen, daß es die Kationen der Salze nicht sein können, die den Reizvorgang auslösen, denn dann müßte die Reaktion auf KCl durch K_2SO_4 und umgekehrt abgestumpft werden.

Dafür, daß es sich um eine spezifische Empfindlichkeit gegen Cl'-Ionen bezw. SO_4''-Ionen handelt, spricht weiterhin der Umstand, daß die Spirillen auch auf andere Chloride und Sulfate stark reagieren. Ich habe noch folgende geprüft, alle in $^1/_{20}$ molekularer Lösung, und dabei nachstehendes Resultat erhalten:

Natriumchlorid ($NaCl = 58,5$)	a_3	Natriumsulfat ($Na_2SO_4 = 142$)	a_3
Rubidiumchlorid ($RbCl = 120,9$)	a_3	Caesiumsulfat ($Cs_2SO_4 = 362$)	a_3
Caesiumchlorid ($CsCl = 168,5$)	a_3	Lithiumsulfat ($Li_2SO_4 = 110$)	a_3
Lithiumchlorid ($LiCl = 42,5$)	a_3	Berylliumsulfat ($BeSO_4 = 105,1$)	$a_3 r_1$ [1]
		Magnesiumsulfat ($MgSO_4 = 120$)	a_3

Von einer Untersuchung der Schwermetallsalze sah ich ab, da ihre Giftigkeit die Klarheit der Versuchsresultate sehr nachteilig

1) r_1 bedeutet schwache Repulsion.

beeinflußt. Ich habe auch festgestellt, wie sich Spirillen, die sich in einer Lösung von KCl befinden, gegen äquivalente Lösungen der eben aufgezählten Chloride und Sulfate verhalten und ganz in Übereinstimmung mit der oben geäußerten Vermutung und den p. 242—244 mitgeteilten Ergebnissen gefunden, daß KCl gegen die Chloride abstumpft, während es die Reaktion auf die Sulfate anscheinend nicht beeinträchtigt. Aus untenstehender Tabelle ist dies ohne weiteres zu entnehmen. Daselbst ist auch angegeben, welche Wirkung K_2SO_4 auf die Spirillen ausübt.

Die Bakterienflüssigkeit enthält	NaCl	RbCl	CsCl	LiCl	Na_2SO_4	Cs_2SO_4	Li_2SO_4	$BeSO_4$	$MgSO_4$
	$^1/_{40}$ Mol homogen								
$^3/_{100}$ KCl . .	o	o	o	o	a_3	a_3	a_3	a_3 r_1	a_3
$^3/_{100}$ K_2SO_4 .	a_3	a_3	a_3	a_3	o	o	o	a_2 r_1	o

In der untersten Reihe nimmt allerdings das Berylliumsulfat eine Ausnahmestellung ein, welche mit der Annahme der Anionenempfindlichkeit in Widerspruch zu stehen scheint. Es wird sich aus dem folgenden ergeben, daß dieser Widerspruch sich erklären läßt, ohne daß die erwähnte Theorie dadurch unbedingt abgewiesen werden müßte. Da sich die Frage definitiv nur durch Schwellenbestimmungen erledigen läßt, die mir für das Berylliumsulfat leider nicht vorliegen, sehe ich hier von einer eingehenden Erörterung ab.

Ich gehe nun zur Besprechung weiterer Versuche über. Ein Vergleich der bisherigen Ergebnisse mit den auf p. 240—241 angegebenen drei Möglichkeiten ergibt, daß sich für die beiden ersten der dort aufgestellten Bedingungen in natura Beispiele finden ließen. Es fragt sich nun, ob sich auch der dritte Fall, daß nämlich die Reizbarkeit der Bakterien gegenüber einem Stoffe a durch die Gegenwart eines anderen (d) abgestumpft wird, während umgekehrt a gegen d nicht abstumpft, in natura vorfindet. Wenn dies, wie sich tatsächlich erweisen ließ, der Fall ist, so ist zugleich klar, daß die Erklärung dieser Erscheinung keine so einfache sein kann, wie wir sie auf die soeben erörterten Versuche anwenden konnten. Zunächst mögen die Resultate mitgeteilt werden.

Zwei Stoffe, die die eben erwähnte Eigenschaft besitzen, sind das Chlorkalium und das Chlorkalzium. Letzteres ist, wie die Tabelle auf p. 239 zeigt, ein bedeutend stärkeres Reizmittel als das erstere; seine untere Reizschwelle, in molekularer Konzentration ausgedrückt, liegt etwa um das 10fache tiefer als die des KCl. Wenn man

nun die Bakterien in eine Lösung von KCl bringt, so zeigt sich, daß die Reaktionsfähigkeit gegen $CaCl_2$ ungeschwächt bestehen bleibt, gleichgültig welche Stärke die KCl-Lösung hat. Bedingung ist natürlich nur, daß letztere nicht so stark ist, daß sie schädlich auf die Bakterien wirkt. Wir sahen jedoch, daß die Grenze der Giftwirkung bei diesem Salze ziemlich hoch liegt.

Bakterien in $^4/_{100}$ KCl

$CaCl_2$ (homogen)	$^5/_{1000}$	a_2
	$^2/_{1000}$	a_1
	$^5/_{10000}$	a_1
	$^4/_{10000}$	?
	$^3/_{10000}$	o

Dieses Resultat blieb im ganzen unverändert, wenn sich die Bakterien in Lösungen von $^1/_{10}$, $^2/_{100}$ oder $^1/_{100}$ Mol KCl befanden. Ich kann daher auf die detaillierte Mitteilung der Versuchsreihen verzichten und begnüge mich mit der Bemerkung, daß zwar in einigen Fällen, besonders bei Anwendung von $^1/_{10}$ Mol KCl die untere Reizschwelle des $CaCl_2$ um einige Zehntausendstel Mol nach oben verschoben war, daß diese Differerenz aber niemals Beträge erreichte, aus denen man auf eine spezifische Abstumpfung hätte schließen müssen. Man wird vielleicht daran denken, daß dieser geringe Unterschied durch die Erhöhung der osmotischen Leistungsfähigkeit der Bakterienflüssigkeit oder irgend eine andere, nicht näher zu definierende allgemeine Beeinflussung des vitalen Mechanismus hervorgerufen sein könnte. Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, daß die Ursache eine rein physikalische ist. Die Versuche mußten, aus den p. 230 dargelegten Gründen, im homogenen Medium vorgenommen werden. Die Kapillare enthält also neben der $CaCl_2$-Lösung KCl in ziemlich hoher Konzentration. Nun ist bekannt, daß in Gemischen von Elektrolyten, die ein gemeinsames Ion haben, nach dem Massenwirkungsgesetz die Dissoziation beider Salze vermindert wird. Die Zahl der undissoziierten Bestandteile von beiden wird größer, als wenn jedes in dem Volumen des Lösungsmittels, das sie jetzt gemeinsam einnehmen, allein vorhanden wäre. Unter der Annahme der Ionenwirknng wäre also ein Ansteigen der unteren Reizschwelle von $CaCl_2$ bei zunehmender Konzentration von KCl auf diesem Wege sehr wohl zu erklären.

Da die Gegenwart von KCl die Empfindlichkeit der Bakterien gegen $CaCl_2$ nicht beeinflußt, so läßt sich voraussehen, daß NH_4Cl

dieselbe Eigenschaft zukommt, denn wir haben gesehen, daß KCl gegen NH_4Cl abstumpft und dieser Vorgang ein reziproker ist; mithin werden beide Salze vermöge desselben Perzeptionsaktes wahrgenommen. Der Versuch bestätigt diese Annahme:

Bakterien in $^4/_{100}$ ($^1/_{10}$, $^2/_{100}$, $^1/_{100}$) NH_4Cl.

$CaCl_2$ (homogen) $^5/_{1000}$ a_2
$^2/_{1000}$ a_1
$^5/_{10000}$ a_1
$^4/_{10000}$?
$^3/_{10000}$ o

Die umgekehrte Versuchsanstellung, also die Zugabe von $CaCl_2$ zum Bakterienmedium hat nun eine Abstumpfung der Bakterien gegen KCl und NH_4Cl zur Folge, die ziemlich erheblich ist. Das Resultat dieser Versuche ist in nachstehender Tabelle für KCl zusammengestellt. Für NH_4Cl ergaben sich ganz entsprechende Werte.

Gehalt der Außenflüssigkeit an $CaCl_2$ in Mol	Gehalt der Kapillare an KCl (Mol) im homogenen Medium und Reaktion
$^1/_{1000}$	$^2/_{10}$ a_2, $^1/_{10}$ a_2, $^8/_{100}$ a_2, $^3/_{100}$ o-a_1, $^2/_{100}$?
$^5/_{1000}$	$^2/_{10}$ a_2, $^1/_{10}$ a_1, $^8/_{100}$ a_1, $^6/_{100}$? $^5/_{100}$ o
$^1/_{100}$	$^4/_{10}$ a_2, $^2/_{10}$ a_1, $^1/_{10}$ o-a_1, $^8/_{100}$? $^6/_{100}$ o
$^2/_{100}$	$^4/_{10}$ a_2, $^2/_{10}$ o-a_1, $^1/_{10}$? $^8/_{100}$ o

Aus dieser Tabelle ist zunächst abzulesen, daß die Unterschiedsschwellen durchgehends größer sind als sie für KCl gegen KCl oder gegen NH_4Cl, ferner von K_2SO_4 gegen $(NH_4)_2SO_4$ usw. gefunden wurden. Weiterhin können wir auch hier eine entschiedene Tendenz der Unterschiedsschwelle beobachten, sich mit wachsendem Gehalte der Außenflüssigkeit an $CaCl_2$ zu verkleinern. Bei einer Konzentration von $^1/_{1000}$ $CaCl_2$ in der Außenflüssigkeit beträgt der Wert $\frac{KCl_{o\text{-}a_1}}{CaCl_{2\,A}}$ [1] ungefähr 20, für $^1/_{100}$ $CaCl_2$ und $^2/_{100}$ $CaCl_2$ dagegen nur noch 8; bei höheren Konzentrationen wird er noch etwas geringer. Zwischen $^5/_{1000}$ Mol $CaCl_2$ und $^2/_{100}$ $CaCl_2$ weichen die Werte nicht viel von 10 ab. Beide Salze sind stark dissoziiert, das KCl sogar etwas stärker als das $CaCl_2$, wir können also die Abweichungen von dem Mittelwerte nicht durch die Dis-

1) Die Bezeichnung $KCl_{o\text{-}a_1}$ bedeutet diejenige Konzentration von KCl, die eben eine Anlockung hervorruft. In $CaCl_2A$ soll der Faktor A die Konzentration von $CaCl_2$, die im Außenmedium ist, angeben, in diesem Falle also $^1/_{1000}$.

soziationsverhältnisse erklären, sondern müssen in den Organismen selbst die Ursache dafür suchen. Die Zahl 10 gibt für die Beurteilung der anlockenden und abstumpfenden Wirkung von $CaCl_2$ vielleicht einen Anhaltspunkt. Wenn wir nämlich annehmen, daß die Chlorionen in beiden Salzen Reizmittel sind, so muß eine Lösung von $CaCl_2$, verglichen mit einer äquimolekularen von KCl, eine doppelt so intensive abstumpfende Wirkung besitzen, die Unterschiedsschwelle muß also etwa den doppelten Wert derjenigen von KCl annehmen. Da sie sich auch für KCl mit steigender Konzentration vermindert, so wird die hier beobachtete Abnahme ebenfalls verständlich. Allerdings wird man in Anbetracht verschiedener Nebenwirkungen, die hier auftreten können, und auf die ich sogleich zu sprechen kommen werde, noch abzuwarten haben, ob diese Interpretation den Tatsachen entspricht.

Wenn wir nun, das gegenseitige Verhalten der beiden Salze $CaCl_2$ und KCl im Auge behaltend, an die Frage herantreten, wie sich die Vorgänge der einseitigen Abstumpfung erklären lassen, so wäre eine nahe liegende Annahme vielleicht die, daß das $CaCl_2$ vermöge seiner chemischen Qualität im Organismus irgend welche durchgreifende Umgestaltungen hervorruft, die sich in einer allgemeinen Schwächung der Reizbarkeit äußern könnten. Unter dieser Voraussetzung wäre jedenfalls das an sich merkwürdige Ergebnis der einseitigen Abstumpfung verständlich. Dieser Annahme widersprechen indessen Tatsachen, die uns zwingen, nach einer anderen Erklärung zu suchen. Es gibt nämlich Perzeptionsvorgänge, die durch $CaCl_2$ nicht abgestumpft werden. Die in $CaCl_2$ befindlichen Bakterien reagieren auf die Sulfate K_2SO_4 und $(NH_4)_2SO_4$ ebenso als wenn sie sich in reinem, $CaCl_2$-freiem Erbsendekokt befänden, und umgekehrt stumpfen diese Sulfate auch die Empfindlichkeit der Spirillen gegen $CaCl_2$ nicht ab (vgl. Tabelle).

1. Bakterien in $^1/_{100}$ $CaCl_2$. Medium homogen.

Reaktion auf K_2SO_4: $^1/_{10}$ a_3, $^4/_{100}$ a_3, $^2/_{100}$ a_3, $^1/_{100}$ a_2, $^5/_{1000}$ a_1, $^4/_{1000}$?.

Reaktion auf $(NH_4)_2SO_4$: $^1/_{10}$ a_3, $^4/_{100}$ a_3, $^2/_{100}$ a_3, $^1/_{100}$ a_2, $^5/_{1000}$ a_1, $^4/_{1000}$ o-a_1, $^3/_{1000}$?, $^2/_{1000}$ o.

2. Bakterien in $^5/_{100}$ K_2SO_4. Medium homogen.

Reaktion auf $CaCl_2$: $^5/_{1000}$ a_2, $^2/_{1000}$ a_2, $^5/_{10000}$ a_1, $^4/_{10000}$ o-a_1, $^3/_{10000}$ o.

3. Bakterien in $^5/_{100}$ $(NH_4)_2SO_4$. Medium homogen.

Reaktion auf $CaCl_2$: $^5/_{1000}$ a_2, $^2/_{1000}$ a_2, $^5/_{10000}$ a_1, $^4/_{10000}$ o-a_1, $^3/_{10000}$ o.

Das $CaCl_2$ schaltet also nur ganz bestimmte Reizvorgänge aus, andere läßt es unbeeinflußt. Wir können uns danach seine Wirkung so vorstellen, daß es mehrere, getrennte Perzeptionsakte auslöst, von denen der eine identisch ist mit demjenigen, der die Reaktion auf KCl einleitet, der andere aber weder mit diesem noch mit dem durch K_2SO_4 auslösbaren zusammenfällt. So ist es jedenfalls leicht verständlich, daß KCl und K_2SO_4 die Reaktion auf $CaCl_2$ nicht beeinflussen, denn dieses affiziert eben eine dritte Sensibilität, die durch beide Stoffe nicht alteriert wird.

Um die Wiederholung langer Umschreibungen zu vermeiden, dürfte es vielleicht angebracht sein, eine Bezeichnung einzuführen, die diese Verhältnisse kurz zum Ausdruck bringt. Man kann die Stoffe, welche chemotaktische Reaktionen verursachen, nach ihrer Reizwertigkeit klassifizieren, worunter die Eigenschaft verstanden sein soll, die sie befähigt, von den Bakterien als einfache oder als eine Summe mehrerer, differenter Qualitäten wahrgenommen zu werden [1]. Dementsprechend würde man von Stoffen mit einfacher, doppelter usw. Reizwertigkeit zu reden haben und, soweit sich bis jetzt übersehen läßt, würden die Stoffe KCl, NH_4Cl, K_2SO_4, $(NH_4)_2SO_4$ zu der ersten, $CaCl_2$ dagegen zu der zweiten Kategorie gehören. Es muß hervorgehoben werden, daß der Begriff der Reizwertigkeit nicht zu verwechseln ist mit dem des Reizwertes. Letzterer bezieht sich nur auf die Intensität der Wirkung eines Stoffes, während Reizwertigkeit eine qualitative Beziehung zum Ausdruck bringen soll.

Es kann a priori nicht als ausgeschlossen betrachtet werden, daß einem einfachen Stoff (einem in Lösung undissoziierten Körper oder einem Ion) eine mehrfache Reizwertigkeit zukommt [2], ebenso wie es Stoffe verschiedener Natur gibt, die den gleichen Perzep-

1) Der Begriff soll nur die Chemotaxis berücksichtigen. Die Übersichtlichkeit der Tatsachen läßt hier seine Verwendung praktisch erscheinen. In komplizierteren Fällen dürfte sie indessen auf Schwierigkeiten stoßen. Ich erinnere nur daran, daß es zB. möglich ist, daß zwei Reize bei gleichzeitiger Einwirkung nicht nur die spezifischen Reizvorgänge auslösen, sondern noch einen oder mehrere andere, qualitativ verschiedene, die allein bei ihrer Zusammenwirkung auftreten.

2) Es ist eine bekannte Tatsache, daß einfache Stoffe beim Menschen mehrere getrennte Geschmacksempfindungen auslösen können. Ferner sei hier daran erinnert, daß viele Bakterien osmotaktisch und chemotaktisch reagieren (Massart, Sensibilité et

tionsvorgang auslösen. Im Falle des Chlorkalziums ist indessen aus leicht ersichtlichen Gründen sicher, daß die doppelte Reizwertigkeit nicht eine Eigenschaft der Chlorionen allein sein kann. Es kann die geforderte zweite Wirkungsweise nur auf der Anwesenheit des Moleküls $CaCl_2$ oder der anderen Ionen beruhen. Von diesen sind vorhanden: $Ca^{\cdot\cdot}$, $CaCl'$ und das komplexe Ion $CaCl_3'$. Letzteres kommt in der Verdünnung von $^1/_{10}$ Mol pro Liter nur noch in einigen Prozenten vor, in Lösungen von $^1/_{100}$ Mol und weniger kommt es ebensowenig wie die $CaCl'$-Ionen praktisch in Betracht. Ich lasse dahingestellt, ob beiden Ionen eine chemische Reizwirkung zukommt (vielleicht spielen sie bei den Repulsivwirkungen eine Rolle), in schwachen Konzentrationen, um die es sich hier handelt, können wir sie jedenfalls außer acht lassen. Die Intensität des von $CaCl_2$ nach Ausschaltung der Cl'-Wirkung ausgehenden Reizes muß jedenfalls den von Cl' allein ausgehenden übertreffen, denn sonst könnte die untere Reizschwelle nach dieser Ausschaltung nicht unverändert sein. Sie ist nämlich niedriger als diejenige des KCl durch zwei dividiert (wegen der annähernd doppelten Zahl der Cl-Ionen in der $CaCl_2$-Lösung). Bei der Konzentration von $^4/_{10000}$ Mol ist nun das $CaCl_2$ praktisch vollständig in die Ionen $Ca^{\cdot\cdot}$ und 2 Cl' dissoziiert. Wir dürfen also wohl mit Recht vermuten, daß die doppelte Reizwertigkeit von dem Vorhandensein der $Ca^{\cdot\cdot}$-Ionen neben den Cl'-Ionen herrührt[1]). Die Tatsache, daß andere Kalziumsalze ebenfalls starke Lockmittel sind, spricht ferner für diese Annahme. Für Kalziumnitrat ergab sich beispielsweise die untere Reizschwelle bei $^1/_{1000}$ Mol liegend. Daß dieser Wert etwas höher ist als der des Kalziumchlorids ist wahrscheinlich auf irgendwelche Nebenwirkungen der anderen Ionen zurückzuführen. Auch das essigsaure Kalzium ist ein starkes Lockmittel.

---

adaptation des organismes à la concentration des solutions salines in Archives de Biologie, Bd. IX, 1889, p. 515), womit die Existenz zweier verschiedener, von einem Stoffe ausgehender Reizwirkungen erwiesen ist. Vgl. auch Pfeffer, Handbuch II, 2. Aufl., p. 806, 808.

1) Ich möchte noch darauf hinweisen, daß bei den Versuchen mit $CaCl_2$ darauf zu achten ist, daß das Erbsendekokt, in dem sich die Bakterien befinden, nicht zu konzentriert ist, da sonst leicht durch $CaCl_2$ ein schwacher, flockiger, in HNO_3 löslicher Niederschlag entsteht, der das Versuchsresultat störend beeinflussen könnte. Wenn dieser auch so gering ist, daß er eine Lösung von $^1/_{100}$ $CaCl_2$ praktisch nicht beeinflußt, so ist es doch im Interesse eindeutiger Resultate besser, ihn zu vermeiden, zumal da die Bakterien sich leicht in den kleinen Flocken fangen und dadurch die Dichtigkeit der Kultur verändert wird.

Meine Bemühungen, neben dem $CaCl_2$ noch einen anderen Körper zu finden, der dem *Spirillum rubrum* gegenüber in so prägnanter Weise die doppelte Reizwertigheit zu erkennen gibt, sind bis jetzt leider erfolglos geblieben. Vielleicht liegt in dem nicht näher untersuchten $BeSO_4$ ein solcher vor. Die naheliegende Vermutung, daß den Chloriden der übrigen Erdalkalimetalle diese Eigenschaft zukomme, bestätigte sich nicht. Sowohl $SrCl_2$, wie $BaCl_2$, auch $MgCl_2$ üben zwar eine starke anlockende Wirkung auf die Spirillen aus, diese wird indessen durch Zugeben von KCl zu den Bakterien abgestumpft. Umgekehrt stumpfen, wie zu erwarten ist, die Salze selbst die Bakterien gegen KCl und NH_4Cl, nicht aber gegen K_2SO_4 und $(NH_4)_2SO_4$ ab. Das ließ sich wenigstens für $SrCl_2$ und $MgCl_2$ einwandfrei entscheiden; das $BaCl_2$ gibt im Erbsendekokt einen schwachen, in Salzsäure unlöslichen Niederschlag (Sulfat), wodurch die Beobachtung gestört wird. Trotz dieses, quantitative Versuche ausschließenden Umstandes ließ sich sicher feststellen, daß es sich in bezug auf die Abstumpfung der Reaktion auf KCl und NH_4Cl übereinstimmend mit den beiden Chloriden $SrCl_2$ und $MgCl_2$ verhält. Die letzteren beiden Salze verhalten sich gegeneinander und gegen das $CaCl_2$ wie KCl und NH_4Cl. Bei Zufügen des einen zu den Bakterien werden diese also gegen das andere abgestumpft und umgekehrt, während für $CaCl_2$ die untere Reizschwelle nicht oder in ganz geringem Maße nach oben verschoben wird. Die Nitrate des Ba, Sr und Mg sind keine Lockmittel. Aus alledem folgt, daß die Chloride dieser Metalle eine einfache Reizwertigkeit besitzen, welche mit der des KCl identisch ist. Daß so nahe verwandte Kationen wie $Ca^{\cdot\cdot}$, $Ba^{\cdot\cdot}$, $Sr^{\cdot\cdot}$, $Mg^{\cdot\cdot}$ sich so verschieden verhalten, kann im Vergleiche mit anderen, über die Chemotaxis bekannten Tatsachen nicht wundernehmen. Buller[1]) fand, daß die Spermatozoiden von *Gymnogramme Martensii* von den $K^{\cdot}$-Ionen angezogen werden, während die verwandten Ionen $Na^{\cdot}$, $NH_4^{\cdot}$ und $Li^{\cdot}$ wirkungslos sind. Ähnliches konstatierte Shibata[2]) für *Equisetum*-Spermatozoiden. Auf diese wirken $Na^{\cdot}$ und $Li^{\cdot}$ stark positiv chemotaktisch, $K^{\cdot}$ und $Rb^{\cdot}$ stark repulsiv, während $NH_4^{\cdot}$ indifferent ist.

Daß spätere Untersuchungen Stoffe aufdecken werden, die eine mehr als doppelte Reizwertigkeit besitzen, ist wohl möglich,

1) Buller, Annals of Botany, Vol. 14 (1900), p. 564.

2) Shibata, Über die Chemotaxis der Spermatozoiden von *Equisetum*. Vorl. Mittlg. Botanical Magazine, Tokio, Vol. XIX, Nr. 223 (1905), p. 80.

im alkalischen Medium gegen Phosphate indifferent sind, auf andere Stoffe aber in derselben Weise reagieren, so ist erwiesen, daß mindestens das letzte Glied der Reizkette durch die veränderten äußeren Bedingungen potentia unbeeinflußt ist. Ob das auch für andere Glieder gilt, wissen wir nicht. Es ist aber leicht einzusehen, daß zum Ausbleiben der Reaktion der Ausfall eines einzigen Gliedes genügen kann. Wenn dieses eins der Mittelglieder ist, so wird der Reiz perzipiert, und bei der Reizung treten alle die Vorgänge in Aktion, die im normalen Verlaufe zeitlich vor dem Vorgange liegen, der durch den Eingriff des umstimmenden Agens verhindert wird. Der Verlauf selbst wird hier in den wenigsten Fällen zum Stillstand kommen, sondern in andere Bahnen gelenkt werden. Über deren Natur läßt sich nichts allgemeines angeben. Selbst das negative Kriterium, daß die Reaktion ausbleibt, ist nicht stichhaltig, denn theoretisch müssen wir, der allgemeinen Definition gemäß, auch dann von Umstimmung reden, wenn der Reizverlauf nur in einzelnen Mittelgliedern eine Ablenkung erfährt, schließlich aber in die normalen Bahnen zurückkehrt. Besitzen wir auch zurzeit noch kein Mittel, ein derartiges Geschehen nachzuweisen, so kann doch die Möglichkeit seines Vorkommens a priori keineswegs als ausgeschlossen betrachtet werden. Zu bedenken ist allerdings bei all diesen Erörterungen, daß ein Reizverlauf einem anderen, der durch ein Reizmittel von derselben Qualität und Intensität ausgelöst wird, niemals völlig gleicht. Wollte man das erreichen, so müßte als erste Voraussetzung in beiden Fällen eine vollkomme Identität der inneren und äußeren Bedingungen der Organismen gegeben sein, ein Ziel, dessen Verwirklichung bekanntlich gänzlich unmöglich ist. Insofern teilt also der Begriff der Umstimmung mit anderen die Eigenschaft, daß er eine absolut strenge Begrenzung nicht gestattet. Das kann aber kein Grund sein, ihn überhaupt fallen zu lassen.

Noch ein weiterer Umstand erschwert die Entscheidung darüber, ob es sich in einem bestimmten Falle um quantitative oder qualitative Umstimmung handelt. Er ergibt sich aus der relativ geringen Schärfe der Beobachtung. Der als untere Reizschwelle bezeichnete Wert ist stets ein willkürlicher und sicherlich treten auch bei Einwirkung sog. unterschwelliger Konzentrationen des Reizmittels noch Reaktionen auf, die nur so schwach sind, daß wir sie nicht mehr beobachten können. Wenn daher auch bei Einwirkung der Phosphate im sauren Medium auf die Bakterien keine Anlockung zu

konstatieren ist, so können wir nicht bestimmt sagen, ob doch noch Reaktionen stattfinden, die wir mit den uns zur Verfügung stehenden Mitteln nicht nachweisen können.

Es bedarf nach dem Gesagten keiner ausführlichen Begründung mehr, daß der besprochene Fall sich in die Gruppe der übrigen, im Tier- und Pflanzenreiche bekannt gewordenen Umstimmungserscheinungen natürlich einreiht. Wenn Klebs zeigte, daß die Phototaxis von *Ulothrix*-Schwärmern durch einen Aufenthalt derselben in Knopscher Nährlösung von 0,2—0,5% fast gänzlich aufgehoben werden kann, so liegt hier ganz dasselbe vor. Das gilt auch für die Beobachtung Stahls, daß Myxomyceten im Laufe ihrer Entwicklung ihre Stimmung gegenüber dem Wasser ändern, indem die ursprünglich positive Hydrotaxis in eine negative umschlägt, nur daß hier die Umstimmung autogener Natur ist. Autogen ist ferner die Veränderung, die die geotropische Stimmung von *Papaver* erfährt, wenn die Knospe sich beim Aufblühen aufrichtet (Vöchting).

Zahllose Beispiele ließen sich für intensive Umstimmungen anführen. Mit dem Ergebnis der Versuche Rotherts, in denen bei Einwirkung schwacher Konzentrationen von Äther- oder Chloroformwasser die Reizbarkeit nur geschwächt, nicht aufgehoben wurde, stimmen im Prinzipe völlig überein die Resultate, die Vögler[1]) mit Spermatozoïden von Farnen erhielt, nur daß hier kein stoffliches Anästhetikum im Spiele ist, sondern die erhöhte Temperatur als abstumpfender, d. h. intensitätsändernder Faktor wirkt. Überhaupt werden alle, zum Gedeihen eines Organismus nötigen Faktoren bei Einwirkung in zu hoher oder zu geringer Intensität neben anderen Funktionen auch die Reizbarkeit nachteilig beeinflussen und in diesem Sinne umstimmend wirken, wobei natürlich die Kardinalpunkte für die verschiedenen, spezifischen Reizvorgänge weder untereinander, noch mit denjenigen für andere Funktionen zusammenzufallen brauchen.

Im Rahmen dieser Erscheinungen müssen nun auch diejenigen Veränderungen der Reizbarkeit erwähnt werden, die bei *Spirillum rubrum* durch Kalium- und Ammoniumnitrat hervorgerufen wurden. Schon im III. Abschnitte wurde hervorgehoben, daß sie mit den von Rothert beschriebenen Abstumpfungen durch Äther und Chloroform in Parallele zu setzen sind (vgl. p. 252). Insofern als diese Nitrate partielle Abstumpfungen bedingen, wirken sie analog

1) Vögler, Bot. Ztg. 1891, p. 641.

wie die Hydroxylionen auf Bazillus z, welche die Reaktion auf Dikaliumphosphat ausschalten. Prinzipiell dasselbe gilt aber auch für die Abstumpfungsvorgänge, für welche sich im Weberschen Gesetze eine einfache Beziehung zwischen Reiz- und Reaktionsgröße feststellen ließ[1]). Der Unterschied zwischen dieser und den anderen, soeben besprochenen Erscheinungen besteht hier nur darin, daß der abstumpfende Stoff zugleich Reizstoff ist. Wir wissen also, daß bei diffuser Einwirkung dieses Stoffes ein Reizzustand, in dem sich der Organismus befindet, und welcher alle Vorgänge der spezifischen Kette betrifft, die direkte Ursache dieser Abstumpfung ist. Diese Tatsache kann allerdings ebensowenig wie die anderen Abstumpfungen darüber Aufschluß geben, welche Glieder der Reizkette potentia so modifiziert sind, daß sie die nach dem Weberschen Gesetze erfolgende Abschwächung der Reaktion indirekt hervorrufen. Daß es die Reaktion selbst nicht sein kann, ergibt sich aus denselben Gründen, die soeben bei Besprechung der anderen partiellen Abstumpfungen entwickelt wurden. Wir müssen also auch hier annehmen, daß die Abstumpfung ein oder mehrere Anfangs- oder Mittelglieder der Reizkette betrifft.

Vergleichen wir, hieran anschließend, noch kurz diese bedingungsweise stattfindenden Modifikationen der Reizbarkeit der Bakterien gegenüber chemischen Reagentien mit den anderen physiologischen Eigenschaften dieser Organismen und deren Abhängigkeit von äußeren Einflüssen, so ergibt sich, daß auch sie großen Schwankungen unterworfen sind. Ich begnüge mich mit der Aufzählung nur weniger Tatsachen. Sanfelice[2]) hat gezeigt, daß es möglich ist, typisch aërobe Bakterien wie *Bacillus subtilis* und *pyocyaneus* an den Sauerstoffmangel zu gewöhnen, also zu anaëroben umzuzüchten. Es ist ebenfalls bekannt, daß das Leuchten der Leuchtbakterien nur unter ganz bestimmten Bedingungen stattfindet. Man kann es verhindern, wenn man dem Nährboden 1—2% Zucker zugefügt, enthält dieser dagegen nur 0,1% Zucker, so tritt starkes Leuchten auf. Auch die Pigmentbildung ist in hohem Grade von äußeren Bedingungen abhängig. Diese Eigenschaft ist eingehender vor allem an *Bacillus prodigiosus* untersucht worden, und es hat sich ergeben, daß man sie durch Züchtung der Bakterien in hohen Temperaturen (37,5—42,5°) oder durch

1) Vgl. Pfeffer, Physiologie, Bd. II, 2. Aufl., p. 624.

2) Sanfelice, Annali dell' Istituto d'igiene sperimentale di Roma 1892. Zit. nach Flügge, Mikroorganismen, Bd. II, 3. Aufl. 1896, p. 484.

Entziehen von Sauerstoff verhindern kann[1]). Während es im letzteren Falle noch nicht sicher entschieden ist, ob es sich nicht einfach um die Verhinderung der Oxydation einer vorhandenen, chromogenen Substanz handelt (die Beobachtungen von Schottelius (a. a. O., p. 198) sprechen allerdings gegen diese Annahme), beweist der Umstand, daß man bei mehrtägiger Einwirkung hoher Temperaturen eine erbliche Fixierung der Farblosigkeit auch nach Rückversetzung der Organismen in Bedingungen, unter denen sie normalerweise reichlich Pigment bilden, erzielen kann, daß eine Veränderung der physiologischen Eigenschaften vorliegt. Sehr bekannt sind ferner die erheblichen Veränderungen, die man durch äußere Bedingungen in der Virulenz der Infektionserreger erreichen kann. Auch hier spielen hohe Temperaturen eine wichtige Rolle, und wir wissen seit Pasteurs grundlegenden Untersuchungen, daß durch Einwirkung derselben von *Bacillus anthracis* dauernd abgeschwächte Varietäten gezüchtet werden können. Für die Beweglichkeit, Sporenbildung usw. ließen sich ähnliche Beobachtungen mitteilen[2]). In der Tat gibt es, abgesehen vielleicht von den Saccharomyceten, deren hohe Variabilität von Chr. A. Hansen[3]) nachgewiesen wurde, und einigen Schimmelpilzen wenige Organismengruppen, die in ihren physiologischen Eigenschaften unter verschiedenen Bedingungen eine so hochgradige Veränderlichkeit aufweisen, wie die Bakterien. In diesem Zusammenhange betrachtet kann daher auch die spezifische Beeinflussung der Reizbarkeit von Bazillus z durch Säure oder Alkali nicht als besonders eigenartig erscheinen, und es ist sicher, daß ausgedehntere Untersuchungen noch viele Faktoren kennen lehren werden, die ähnliche Umstimmungen verursachen.

Daß nun gerade Säure und Alkali solche spezifische Wirkungen ausüben, kann deshalb nicht überraschen, weil auch auf anderen Gebieten der Physiologie zahlreiche Tatsachen bekannt sind, welche dartun, daß bestimmte physiologische Tätigkeiten durch $H^{\cdot}$- und OH'-Ionen in charakteristischer Weise beeinflußt werden. Solange

1) Liborius, Beiträge zur Kenntnis des Sauerstoffbedürfnisses der Bakterien, Ztschr. für Hygiene, Bd. I, 1886, p. 135 u. 156. — Schottelius, Biologische Untersuchungen über den *Micrococcus prodigiosus*. Festschr. für Kölliker, Leipzig 1887, p. 188 ff.

2) Vgl. auch die Literaturzusammenstellung bei Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., II, p. 240 ff.

3) Zentralbl. f. Bakteriol. II. Abt., I, 1895, p. 858.

man Pflanzen in künstlichen Nährlösungen kultiviert, weiß man auch, daß die Reaktion der letzteren, also ihr Gehalt an freien Wasserstoff- oder Hydroxylionen für das Gedeihen ein sehr wichtiger Faktor ist. Es ist hinlänglich bekannt, daß die Bakterien im allgemeinen alkalische Nährböden verlangen, während die Algen, Pilze und höheren Pflanzen im schwach sauren Medium besser wachsen. Im einzelnen gibt es allerdings viele Ausnahmen. Es sind sowohl zahlreiche Bakterien bekannt, welche normaliter in sauren Nährsubstraten vorkommen oder durch Züchtung gegen Säuren unempfindlich gemacht werden können, wie es in den anderen Pflanzenklassen viele Organismen (Meerespflanzen) gibt, die im alkalischen Medium gedeihen. Quantitative Untersuchungen über die Giftwirkung der Säuren und Basen liegen von verschiedenen Seiten vor. Kahlenberg und True[1]) fanden, daß der Grenzwert, d. h. die niedrigste Konzentration, welche auf die Pflanzen (Lupinen) eine tötliche Wirkung ausübt, bei den verschiedenen Säuren von deren Dissoziationsgrad abhängt, und daß man ihn, wenn er für eine Säure bekannt ist, für die anderen leicht angeben kann, wenn man die isohydrischen Lösungen derselben berechnet. Ebenso wie diese Untersuchungen beweisen die von Bial[2]) angestellten, die die Beeinflussung der Gärtätigkeit der Hefe durch Säuren zum Gegenstande haben, daß die $H^{\cdot}$-Ionen die wirksamen Bestandteile der Lösungen sind. Paul und Krönig[3]) gelangten nicht zu so einfachen Ergebnissen. Sie fanden zwar, daß die Resistenz des *Bacillus anthracis* gegen die Hydroxyde der Alkalimetalle parallel deren Dissoziationsgrad geht, also vom OH'-Ionengehalt abhängt, bei anorganischen Säuren konnten sie dagegen neben der $H^{\cdot}$-Wirkung in vielen Fällen eine spezifische Anionenwirkung feststellen. — Besondere Erwähnung verdienen an dieser Stelle ferner die interessanten Untersuchungen Loebs[4]), dem es gelang, durch Zugabe verdünnter Säuren zum Meerwasser reife Eier von *Asterias* zur parthenogenetischen Entwicklung zu veranlassen. Unreife Eier treten unter diesen Bedingungen in Reifungsteilungen ein. Weitere

1) Ref. in Ztschr. f. physikal. Chem., Bd. 22, p. 473. Original in Bot. Gazette Chicago, Bd. 22, 1896, p. 181.

2) M. Bial, Über die antiseptische Funktion des H-Ions verdünnter Säuren. Ztschr. f. physikal. Chem., Bd. 40, 1902, p. 503.

3) Paul u. Krönig, Über das Verhalten der Bakterien zu chemischen Reagentien. Ztschr. f. physikal. Chemie, Bd. 21, 1896, p. 414.

4) Loeb, American journal of physiology, Vol. III u. IV.

Untersuchungen desselben Forschers über den physiologischen Effekt von H·- und OH'-Ionen liegen auf einem ganz anderen Gebiete[1]). Er hat gezeigt, daß Mineralsäuren und Alkalien das Gewicht von Froschmuskeln, die sich in einer physiologischen Kochsalzlösung befinden, erheblich erhöhen, was auf eine gesteigerte Wasseraufnahme unter diesen Bedingungen zurückzuführen ist. Es liegt hier also eine regulatorische Veränderung der osmotischen Eigenschaften des Gewebes bezw. der dieses zusammensetzenden Zellen vor, welche unter dem Einflusse freier H· oder OH'-Ionen erfolgt. Letzteres geht daraus hervor, daß die untersuchten anorganischen Säuren und Basen proportional ihrem Dissoziationsgrade (bei gleicher Menge) wirkten, und daß die Anionen dieser Stoffe als unwirksam erkannt wurden. — Um endlich noch ein Beispiel anzuführen, das den in dieser Arbeit behandelten Fragen näher liegt, erwähne ich, daß die H·- und OH'-Ionen, wie Shibata[2]) neuerdings eingehend begründet hat, auch spezifische chemotaktische Reizwirkungen ausüben. Ich habe hierauf in anderem Zusammenhange schon p. 235 hingewiesen. Aus Shibatas Untersuchungen folgt unwiderleglich, daß die Repulsion, welche die Spermatozoiden von *Isoëtes* durch freie Säuren erleiden, allein auf Rechnung der H·-Ionen zu setzen ist. Mit großer Wahrscheinlichkeit läßt sich dieses Ergebnis übrigens schon aus den Untersuchungen Pfeffers[3]) ableiten und später hat auch Buller[4]) die abstoßende Wirkung freier Säuren in gleichem Sinne gedeutet. — Interessant ist ferner die jüngste, an *Equisetum*-Spermatozoiden gemachte Beobachtung Shibatas[5]), aus der hervorgeht, daß die H·-Ionen auch positive Chemotaxis hervorrufen können.

Es erübrigt noch, auf das Unterscheidungsvermögen der Bakterien für verschiedene Reize kurz zurückzukommen. Aus den mitgeteilten Versuchen ist ersichtlich, daß der „chemische Sinn"[6])

---

1) Loeb, The physiological Effects of Ions in „Studies in General Physiology". Chicago 1905, Bd. II, p. 450—481 u. 500—504. Dasselbe in Pflüg. Arch., Bd. LXIX, p. 1ff. und LXXI, p. 457ff.

2) Shibata, Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 41, 1905, p. 561.

3) Pfeffer, Tübinger Untersuchungen, Bd. II, p. 621.

4) Buller, Annals of Botany, Bd. 14, 1900, p. 567.

5) Shibata, Botanical Magazine, Tokyo 1905, Vol. XIX, p. 128.

6) Daß dieser Begriff nicht psychologisch zu verstehen ist, ist selbstverständlich, da diese Arbeit nur rein physiologische Fragen zu behandeln hat.

der Bakterien weitgehend differenziert ist. Schon Pfeffer[1]) hatte vermutet, daß den Bakterien verschiedene Empfindungsqualitäten zukommen und speziell darauf hingewiesen, daß die Empfindlichkeit für Sauerstoff auf einer anderen Sensibilität beruht wie die für Lösungen von Salzen oder anderen Körpern. Wir mußten also dementsprechend den Bakterien einen Geruchs- und einen Geschmackssinn zuschreiben. Später hat dann Rothert[2]) seinen Amylobakter, der auf Äther und Fleichextrakt gut reagierte, auf das Vorhandensein verschiedener Sensibilitäten untersucht und gefunden, daß beide Stoffe gegenseitig keine Abstumpfung zur Folge haben. Ich zweifle nicht an der Richtigkeit des daraus gezogenen Schlüsses, daß zwei getrennte Reizbarkeiten vorliegen, möchte aber doch darauf hinweisen, daß die Versuchsanstellung Rotherts nicht ganz exakt ist. Er hat es nämlich unterlassen, genaue Schwellenbestimmungen zu machen. Das mußte aber umso nötiger erscheinen, als der Reizwert der beiden geprüften Stoffe bezw. Stoffgemische ein sehr verschiedener ist. Für Äther liegt, nach Rotherts Angaben zu urteilen, die untere Reizschwelle nicht viel unter 0,8 %, diejenige für Fleischextrakt wurde nicht genauer bestimmt, liegt aber allermindestens um das Zehnfache tiefer. Es wäre deshalb immerhin möglich, daß der Äther eine abstumpfende Wirkung auf die Sensibilität für Fleischextrakt ausübte, ohne daß dies in den Versuchen Rotherts hätte zum Ausdruck kommen müssen.

Noch während ich mit meinen Untersuchungen beschäftigt war, erschien eine vorläufige Mitteilung von Shibata[3]) über die Reizbarkeit der *Salvinia*-Spermatozoiden, in der derselbe Gegenstand berührt wird. Shibata fand starke Anlockung bei Darbietung von Apfelsäure, Maleïnsäure und Calcium- und Strontiumsalzen und stellte fest, daß die Anlockung durch die letzteren beiden Gruppen von Stoffen auf einem anderen Perzeptionsvorgang beruht als die durch Apfel- und Maleïnsäure hervorgerufene. Damit ist im Prinzip für Pteridophytenspermatozoiden dasselbe gezeigt, was für die Bakterien gilt, und es bleibt abzuwarten, wie weit die Analogien im speziellen gehen. Aus der Mitteilung Shibatas ist noch nicht zu ersehen, ob die Reizbarkeit für Apfelsäure einerseits und Maleïnsäure andrerseits dieselbe ist, und dasselbe gilt für Calcium und Strontium. Ich möchte dies aller-

1) Pfeffer, Tübinger Untersuchungen, Bd. II, p. 649 u. 661.
2) Rothert, Flora, Bd. 88, p. 387.
3) The Botanical Magazine, Tokyo, Vol. XIX, Nr. 219.

dings schon jetzt für sehr wahrscheinlich halten, und auch Shibata ist, wie aus seinen theoretischen Bemerkungen über das Wesen der „Fumaro-“ und „Maleïnophilie“ hervorgeht, dieser Ansicht[1]). Wir hätten dann also den Fall vor uns, daß verschiedene Ionen denselben Perzeptionsakt auslösen. Dies hervorzuheben, erscheint mir deshalb nicht überflüssig, weil ich bei den beiden untersuchten Bakterienspezies nichts derartiges gefunden habe. Alle meine Versuche lassen vielmehr ein spezifisches Unterscheidungsvermögen für einzelne Ionen bezw. einfache Stoffe erkennen. Die Bakterien stehen also insofern über den Samenfäden der Pteridophyten, als ihr chemisches Empfindungsvermögen höher differenziert ist. Natürlich gestattet die geringe Ausdehnung meiner Versuche nicht, diesen Befund für alle chemotaktisch reagierenden Bakterien zu verallgemeinern; das umso weniger, als selbst der hochentwickelte Geschmackssinn des Menschen Stoffe von oft sehr verschiedener Konstitution nicht zu unterscheiden vermag.

Die Beobachtungen Shibatas sind auch insofern interessant, als aus ihnen folgt, daß es Stoffe gibt, die für die Samenfäden eine doppelte Reizwertigkeit besitzen. Sobald konstatiert war, daß den Spermatozoiden eine spezifische Anionen- und eine spezifische Kationenempfindlichkeit zukommt, war auch gezeigt, daß eine Kombination von beiden Ionen — in diesem Falle das apfel- oder maleïnsaure Kalzium oder Strontium — zwei Sensibilitäten beeinflussen muß. Hier ergibt sich also im Prinzip dasselbe, was oben für die Wirkung des $CaCl_2$ auf *Spirillum rubrum* mit Hilfe der Methode der gegenseitigen Abgleichungen gefunden wurde und was für das Ammoniumphosphat bedingungsweise gilt.

Zum Schlusse möchte ich noch auf die vielfachen, z. T. sehr interessanten Analogien hinweisen, die zwischen dem „chemischen Sinn“ der Bakterien und dem diesem entsprechenden Sinn des Menschen, dem Geschmackssinn bestehen. Wie es bei den Bakterien Sensibilitäten gibt, die durch verschiedene, äußere Einflüsse in ungleicher Weise beeinflußt werden, so existieren auch unter den Geschmacksempfindungen solche, die mehr als andere von der Wirkung bestimmter äußerer Faktoren abhängen. Schon E. H. Weber hatte gefunden, daß extreme Temperaturen (Einwirkung von Eis oder von Wasser von 50—51°) auf die Geschmacksorgane

1) a. a. O., p. 40 u. 41.

die Empfindlichkeit für viele Geschmacksreize stark herabdrücken, den sauren Geschmack dagegen fast gar nicht beeinträchtigen. Dieser würde also mit der besprochenen Asparaginempfindlichkeit des Bazillus z in Parallele zu setzen sein. Eine ähnliche, eigenartige Wirkung kommt der Gymnemasäure zu. Edgeworth und später Hooper[1]) stellten fest, daß sie die Süß- und Bitterempfindung ausschaltet, den sauren Geschmack dagegen unbeeinflußt läßt. Einen der von Rothert[2]) beschriebenen Äther- und Chloroformwirkung entsprechenden Effekt ruft das Cocaïn auf die Geschmacksnerven hervor. Es beeinträchtigt in hoher Konzentration alle Geschmacksqualitäten; bei langsamer Erhöhung der Dosis, von sehr stark verdünnten Lösungen an, zeigt sich, daß zuerst der bittere Geschmack ausgeschaltet wird, erst dann die übrigen Qualitäten. Das beweist, daß das Cocaïn nicht ein gleichmäßig auf alle Sensibilitäten wirksames, totales Anästhetikum ist, sondern in gewisser Beziehung mit dem KNO_3 und NH_4NO_3 in seiner physiologischen Wirkung verglichen werden kann, welche, wie wir sahen, eine partielle Abstumpfung bedingen.

Daß bestimmte Geschmacksempfindungen durch Veränderung der äußeren Bedingungen geweckt werden können, geht aus Nagels[3]) Beobachtung hervor, der fand, daß nach Ausspülen des Mundes mit Kaliumchlorat reines Wasser süß schmeckt. Die Umstimmung ist hier also ganz ähnlich wie diejenige des Bazillus z, der unter dem Einfluß der $H^{\bullet}$-Ionen auf Kalium- und Natriumphosphat reagiert. Zuntz[4]) hat gefunden, daß Stoffe von charakteristischem Geschmack wie Kochsalz und saures Chinin die Geschmacksqualität des Süßen erheblich steigern, wenn sie Zuckerlösungen in Konzentrationen zugegeben werden, die unterhalb der Reizschwelle liegen. Eine 12 prozentige Zuckerlösung, mit 0,1% NaCl versetzt, schmeckt beispielsweise süßer als eine 15 prozentige ohne diesen Zusatz.

In bezug auf das Unterscheidungsvermögen verschiedener Reize übertrifft, soweit sich bis jetzt beurteilen läßt, der Geschmackssinn des Menschen den chemischen Sinn der Bakterien bei weitem. Wir können die Chloride der verschiedenen Alkalimetalle im Ge-

---

1) In Nature, Bd. 35, 1887, p. 565, zit. nach Nagel, Handbuch der Physiol. d. Menschen, Bd. III, 1905, p. 639.

2) a. a. O., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 39, 1904, p. 23 ff.

3) Nagel, in Handbuch d. Physiol. d. Menschen, Bd. III, 1905, p. 642.

4) Zuntz, in Archiv für Anat. u. Physiol. Physiol. Abtlg., Jahrg. 1892, p. 556.

schmack deutlich unterscheiden, während Bakterien wie *Spirillum rubrum*, die nur eine Empfindlichkeit für die Chlorionen dieser Salze haben, diese Fähigkeit abgeht. Wenigstens ist nichts bekannt, was dafür spräche, daß auch die Kationen dieser Verbindungen perzipiert werden. Ausgeschlossen wäre es allerdings nicht, daß auch sie Reize irgend welcher Art auf den Organismus ausüben, die wir mit den uns zu Gebote stehenden Hilfsmitteln nicht nachweisen können. — Was die Perzeption geringer Intensitäten betrifft, so haben die Bakterien in einigen Fällen vieles vor dem Menschen voraus. Eine Kochsalzlösung von 0,3 % können wir beispielsweise nicht mehr von reinem Wasser unterscheiden. Sie ist für *Spirillum rubrum* noch ein starkes Lockmittel; und wenn wir bedenken, daß empfindliche Bakterien noch auf Salzlösungen von 0,001 % deutlich reagieren, so ergibt sich für die untere Reizschwelle ein um das Dreihundertfache niedrigerer, für das Reziproke, das wir Empfindlichkeit nennen können, ein um so viel mal höherer Wert als beim Menschen. Dieses Verhältnis gilt jedoch keineswegs allgemein. So ist Schwefelsäure von 0,001 % für den menschlichen Geschmack noch erkennbar, Chininsulfat ruft in Lösung von 0,003 % Gehalt noch eine sehr deutliche Empfindung hervor. Bekannt ist ja auch die außerordentliche Empfindlichkeit des menschlichen Geruchs gegenüber vielen Gasen, auf die schon Pfeffer[1]) hingewiesen hat, weshalb ich hier keine weiteren Beispiele anzuführen brauche.

Man wird im Hinblick auf die hohe anatomische Differenzierung der Geschmacksorgane des Menschen und der Tiere vielleicht die Frage aufwerfen können, ob auch die Bakterien die verschiedenen Reize lokal getrennt wahrnehmen oder ob eine Arbeitsteilung wenigstens insoweit nachzuweisen ist, daß nur eine bestimmte Stelle des Körpers äußere Reize zu perzipieren vermag. Der Kleinheit der Bakterien wegen ist die experimentelle Untersuchung hier mit außerordentlichen Schwierigkeiten verknüpft, und es liegen noch keine Angaben vor, welche irgend welche Entscheidung in dieser Frage gestatteten. Analogieschlüsse sind hier aber umsoweniger berechtigt, als es sowohl für lokalisierte als für gleichmäßig verteilte Perzeptionsfähigkeit viele Beispiele gibt. Letzteres trifft zu für die meisten radiär gebauten Stengel und Wurzeln, die unter sonst gleichen Bedingungen für den Licht- und Schwer-

---

1) Pfeffer, in Tübinger Unters., Bd. II, p. 629.

kraftreiz an allen Seiten gleich empfindlich sind. Lokale Perzeption findet, wie Engelmann[1]) gezeigt hat, bei *Euglena* statt, bei welcher nur das hyaline Vorderende lichtempfindlich ist. Für Infusorien hat Jennings[2]) nachgewiesen, daß der orale Pol äußere Reize stärker perzipiert als der übrige Teil der Körperfläche. Zweifellos gibt es aber auch Protisten, bei denen die Perzeptionsfähigkeit nicht in dieser Weise lokalisiert ist; obgleich nähere Untersuchungen noch fehlen, werden wir kaum fehlgehen, dies für die Myxomyceten und Amöben anzunehmen.

Nur mit wenigen Bemerkungen möchte ich noch auf das Webersche Gesetz eingehen. Es hat sich auch für den menschlichen Geschmackssinn innerhalb gewisser Grenzen als gültig erweisen lassen. Keppler[3]) fand, daß sich für die Sauer- und Süßempfindung die Unterschiedsschwelle mit zunehmender Konzentration der Reizstoffe vermindert, während er für die beiden Geschmacksqualitäten salzig und bitter das Umgekehrte, also eine Zunahme konstatierte. Der erste Fall ist vergleichbar mit den Ergebnissen, zu denen ich bei der gegenseitigen Abgleichung von Chlorkalzium gegen Chlorkalium bei *Spirillum rubrum* gelangte. Auch für Chlorkalium allein, ebenso für Chlorammonium zeigt, wie wir sahen, die Unterschiedsschwelle eine Tendenz, bei höheren Konzentrationen abzunehmen. Denselben Eindruck hatte ich bei der Prüfung der Unterschiedsempfindlichkeit des Bazillus z gegenüber Asparagin. Wie sich die anderen Stoffe in dieser Hinsicht verhalten, kann ich nicht genauer angeben, da ich auf diese Frage keine spezielle Aufmerksamkeit gerichtet habe. Es muß daher auch zurzeit noch unentschieden bleiben, ob sich bei den Bakterien vielleicht ähnliche Verhältnisse wiederfinden, wie sie für den menschlichen Gesichts- und Gehörssinn beobachtet wurden. Für diese hat sich herausgestellt, daß die Unterschiedsempfindlichkeit mit der Intensität des Reizes zu einem höchsten Werte ansteigt, um dann wieder abzunehmen.

Die Beurteilung des Wertes dieser Vergleichung der Unterschiedsempfindlichkeit der menschlichen Sinne mit derjenigen der Bakterien wird je nach dem Standpunkte, den man hinsichtlich der Deutung des Weberschen Gesetzes einnimmt, naturgemäß eine

1) Engelmann, Pflügers Archiv, Bd. 29, 1882, p. 396.

2) Jennings, Contributions to the study of the behaviour of lower organisms. Washington 1904, p. 14.

3) Keppler, Pflügers Archiv, Bd. 2, 1869, p. 449.

verschiedene sein müssen. Es kann nicht meine Aufgabe sein, diese oft und eingehend diskutierte Frage hier kritisch zu beleuchten. Nur folgendes sei kurz hervorgehoben. Für die menschlichen Sinne gewinnen wir ganz allgemein die im Weberschen Gesetze zum Ausdruck gebrachte Beziehung dadurch, daß wir auf der einen Seite verschiedene Empfindungsstärken, also psychische (subjektive) Vorgänge miteinander vergleichen, auf der anderen Seite die Intensitäten der entsprechenden äußeren Reize, der objektiven Vorgänge, feststellen. Tatsache ist folgendes: der Reiz muß um ein bestimmtes Vielfaches erhöht werden, damit die Empfindung als merklich stärker wahrgenommen wird. Die Abstumpfung könnte sich nun auf physische Prozesse (in der Nervenleitung oder im Zentralorgan) erstrecken. Es wäre aber auch möglich, daß der Empfindungszuwachs, der eine merklich stärkere Empfindung bedingt, bei schwächeren Empfindungen (dem Weberschen Gesetze gemäß) geringer zu sein braucht, als bei intensiveren[1]. Da uns die sich bei der Perzeption des Reizes, bei dessen Leitung und im Zentralorgan abspielenden physischen Prozesse fast gänzlich unbekannt sind, ist es nicht möglich, für die eine oder die andere Deutung positive Belege beizubringen. Berücksichtigt man indes die hohe Komplexität der Reizvorgänge, die zahlreichen korrelativen Beziehungen zwischen ihnen und ihre Abhängigkeit von inneren und äußeren Faktoren, so kann es a priori nicht als ausgeschlossen gelten, daß diejenigen Tatsachen, die als die wesentlichsten Argumente für eine psychologische Deutung des Weberschen Gesetzes ins Feld geführt werden, einer physiologischen Erklärung zugänglich sein werden. Unter dieser Voraussetzung würde demgemäß der einheitliche Begriff des Weberschen Gesetzes auch diejenige Gesetzmäßigkeit unter sich begreifen, die bei den Bakterien durch Vergleichung der beiden objektiven Größen des Reizes und der Reaktion gewonnen wurde.

Über etwaige Veränderungen der Reizbarkeit bei gleichzeitiger Einwirkung mehrerer Reizqualitäten liegen sowohl für den menschlichen Geruchs- wie für den Geschmackssinn Untersuchungen vor. Eine genaue quantitative Durchführung derselben dürfte dann, wenn die Qualitäten bei gleichzeitiger Einwirkung als scharf getrennte wahrgenommen werden können, vor allem für die Ent-

---

1) Diese Annahme vertritt zB. W. Wundt. Vgl. Vorlesungen über die Menschen- und Tierseele, 3. Aufl. 1897, p. 67.

scheidung der vielumstrittenen Frage von Wert sein, ob die Verschiedenheit einzelner Empfindungsqualitäten erst im Zentralorgan bestimmt wird oder ob schon im Perzeptions- und Leitungsapparat Differenzen bestehen. Bisher hat sich ergeben, daß zwischen einzelnen Reizvorgängen in hohem Maße korrelative Beziehungen bestehen und diese sich sogar auf verschiedene Sinnesorgane erstrecken, wie ja das bekannte Beispiel lehrt, daß man durch intensive Geruchsempfindungen Geschmacksempfindungen bis zu einem gewissen Grade verdecken kann. Außerdem treten häufig sog. Mischempfindungen auf, welche sich ihrer Qualität nach deutlich von den sie bedingenden, primären unterscheiden lassen.

Die weitgehenden Analogien, die wir zwischen dem Geschmackssinn des Menschen und dem „chemischen Sinn" der Bakterien auffinden konnten, lassen es nicht als ausgeschlossen erscheinen, daß auch die Bakterien etwas den Mischgeschmäcken vergleichbares besitzen. Es ist möglich, daß eine eingehende Untersuchung dieser Frage unsere Auffassung vom Wesen der Reizbarkeit dieser niedersten Lebewesen wesentlich komplizieren wird, und daß die hier für eine relativ kleine Gruppe von Erscheinungen gegebenen einfachen Interpretationen nach umfassenderer und tieferer Erkenntnis dieses relativ wenig bearbeiteten Gebietes durch andere Vorstellungen zu vervollständigen oder zu ersetzen sein werden.

Die dieser Arbeit zugrunde liegenden Untersuchungen wurden im botanischen Institute der Universität Leipzig ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geh. Rat Prof. Dr. Pfeffer für die vielseitigen Anregungen und Unterstützungen, die er mir zuteil werden ließ, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion.

Von

Hermann Bücher.

Mit 40 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Bei der Nachprüfung der Heglerschen Untersuchungen: „Über den Einfluß von Zugkräften auf die Festigkeit und Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen" (1893) wurden von Ball (1904) auch Versuche wiederholt, die Wortmann (1887) angestellt hatte. Letzterer fand bei dem Studium der Vorgänge, die den Reizkrümmungen zugrunde liegen, in horizontal gelegten Epikotylen von *Phaseolus multiflorus*, deren geotropische Aufkrümmung gewaltsam gehindert wurde, nach 24 Stunden Veränderungen in der Verteilung des Protoplasmas, nach 36—48 Stunden anatomische Veränderungen in den Geweben. Es wurde die Rinde der Unterseite um das doppelte und dreifache breiter, dabei weniger dicht und durchsichtiger als die der Oberseite. Die Membranen des Rindenparenchyms waren auf der Unterseite dünnwandig und großlumig, auf der Oberseite verdickt. Ebenso wie *Phaseolus multiflorus* zeigten *Vicia Faba*, *Helianthus annuus* und *Ricinus communis* diese Reaktion in auffallender Weise. Bei Vertikalstellung und einseitiger Belichtung, sowie bei gewaltsamer Krümmung traten dieselben anatomischen Veränderungen ein.

Durch Versuche von Elfving (1888) wurde dann gezeigt, daß diese anatomischen Veränderungen auch dann in der Krümmungszone gebogener Objekte auftreten, wenn dieselben an horizontaler Klinostatenachse gedreht und so der einseitigen Schwerkraftwirkung entzogen werden. Wortmann und Elfving beobachteten nur Veränderungen in der Zellgröße und Membrandicke des Kollenchyms und Parenchyms der Rinde. Ball dagegen konnte bei der-

lich Rücksicht genommen, doch sind am Schlusse auch einige Bemerkungen über analoge Versuche mit orthotropen Holzsprossen angefügt, die die Resultate andrer Autoren bestätigen und auch auf Seitenzweige ausgedehnt werden sollen.

Die Untersuchungen wurden von Frühjahr 1904 bis Herbst 1905 in dem botanischen Institute der Universität Leipzig unter Leitung des Herrn Geheimrat Pfeffer angestellt. Ohne dessen stete Anregung und Kritik, sowie die bereitwilligste Überlassung aller Instituts- und Gartenmittel wäre es mir unmöglich gewesen, diese Arbeit auszuführen. Hierfür, wie für das, was ich ihm sonst verdanke, ist es mir Pflicht und aufrichtigstes Bedürfnis auch an dieser Stelle zu danken.

A. Allgemeiner Teil.

I. Einfache Wirkungen.

Bringt man ein junges, wachstumsfähiges Hypokotyl von *Ricinus communis* in horizontale Lage und verhindert es durch Längszug an der geotropischen Aufkrümmung, so treten in den geotropisch reaktionsfähigen Stellen schon nach 5—6 Tagen äußerlich sichtbare Wucherungen der Gewebe der Unterseite auf, die sich von den Kotyledonen an 5—10 cm abwärts am Hypokotyl erstrecken. Ball (1904, p. 327) erwähnt zwar, daß sich in den geotropisch reaktionsfähigen Stellen der Hypokotyle bei diesen Versuchen eine geringe Abweichung von der Horizontalen nicht vermeiden läßt, von diesen Wucherungen, die sehr auffällig sind (vgl. Versuch 1, p. 308 und die obenstehende Fig. 1a), berichtet er jedoch nichts, obwohl er Versuche von der gleichen Dauer anstellte.

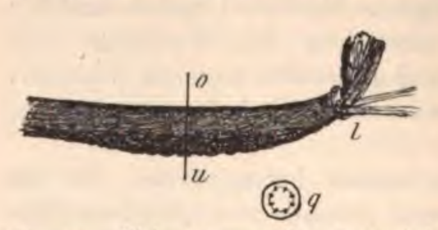


Fig. 1a. *Ricinus communis.* Geotropisch reaktionsfähige Zone eines 18 Tage in horizontaler Lage gehaltenen Hypokotyls, $^2/_3$ nat. Gr.; *o* Oberseite, *u* Unterseite, *l* Lederschlinge, *q* Querschnitt am Grunde des Hypokotyls.

Untersucht man ein solches 5—10 Tage in horizontaler Zwangslage gehaltenes Hypokotyl anatomisch, so zeigt sich im Querschnitt auf der ganzen Länge desselben, daß die Wandungen der Bastzellen der Oberseite stärker verdickt sind als diejenigen der Bastzellen der Unterseite; analog ist das Kollenchym der Oberseite

stärker entwickelt als dasjenige der Unterseite. Am stärksten sind diese Unterschiede in der geotropisch reaktionsfähigen Zone, wo, wie zB. Figur 2b zeigt, die Ausbildung des Kollenchyms völlig unterbleiben kann.



Fig. 1b. *Ricinus communis.* Halbschem. Querschn. a. d. Mitte von 1a. Vgr. 10, *Vo-Vu* Vertikale, *o* Oberseite, *u* Unterseite, *c* Kollenchym, *b* Bastbündel.

Umgekehrt wie die Wandverdickungen verhalten sich die Zellweiten. Die Gewebe der Oberseite haben bedeutend kleinere Zelllumina als diejenigen der Unterseite. Auch diese Differenzen sind am deutlichsten in der geotropisch reaktionsfähigen Zone; die hier schon äußerlich sichtbaren Wucherungen der Unterseite erweisen sich als Volumvergrößerung des unverdickten Rindengewebes. Figur 1b gibt einen Überblick über die verschiedene Ausdehnung der Gewebe auf Ober- und Unterseite (vgl. auch die übrigen Gewebezeichnungen).

Verglichen mit gleichalterigen, normal gewachsenen Hypokotylen ergeben diese Versuche eine beschleunigte Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Gewebe der Oberseite bei relativ gleicher oder geringerer Zellweite, während die mechanischen Elemente der Unterseite in der Ausbildung der Wandverdickungen entweder gar nicht oder nur minimal gefördert werden, dagegen aber eine viel

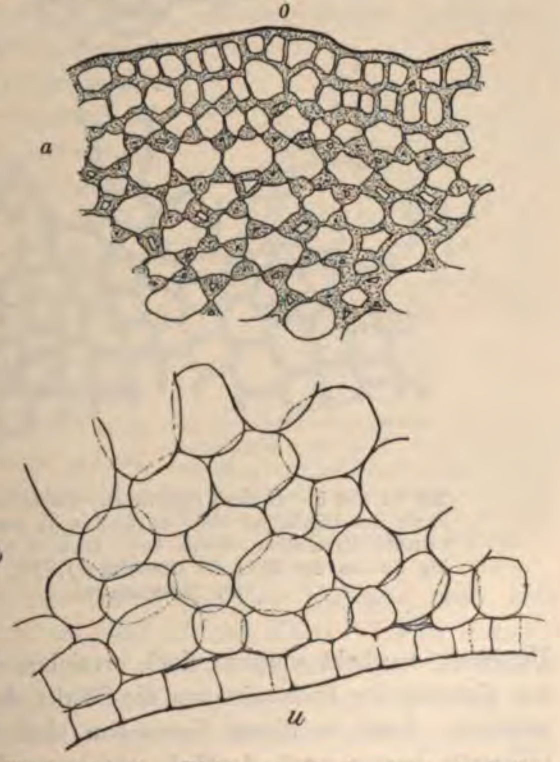


Fig. 2a und 2b. *Ricinus communis.* Stücke des Kollenchyms aus Fig. 1b; Vergr. 187. *a* ein Stück aus der Oberseite (*o*); *b* ein Stück aus der Unterseite (*u*).

größere Zellweite erlangen. Vgl. bezüglich der Wandverdickungen die Figuren bei Ball (1904).

Dehnt man unter günstigen Wachstumsbedingungen die Versuche auf längere Zeiträume, etwa 10 Wochen, aus, so werden die Unterschiede in den Wandverdickungen mit der Zeit geringer, indem nach einigen Wochen auch die Zellwände dieser Gewebe auf der

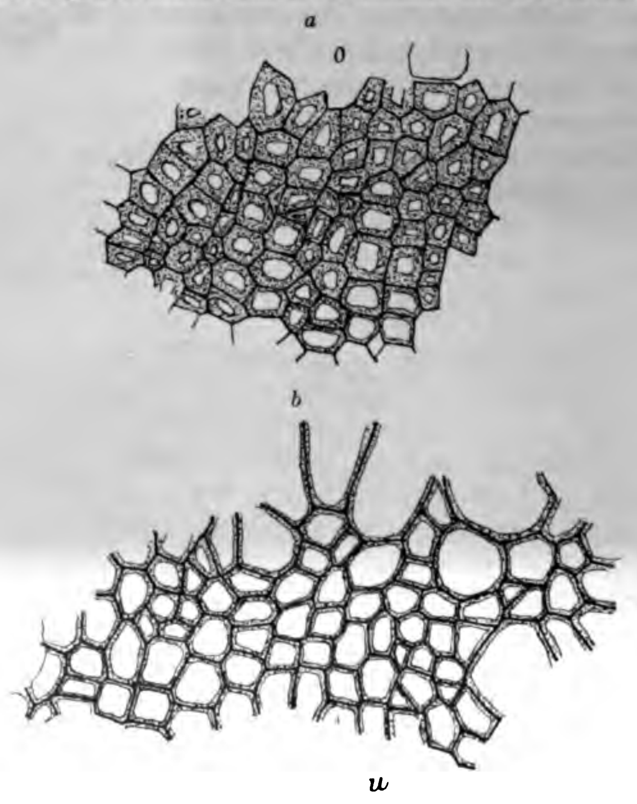


Fig. 3a und b. *Ricinus communis.* Stücke aus dem Querschnitt durch den Holzkörper eines 10 Wochen in horizontaler Lage gehaltenen Hypokotyls. Vergr. 400. Schnitte mit KOH behandelt. Fig. 3a aus der Mitte der Oberseite (*o*), Fig. 3b aus der Mitte der Unterseite (*u*).

Unterseite verdickt werden; doch erreichen die Wandverdickungen der Gewebe der Unterseite nie die Stärke derjenigen der Kontrollpflanzen. Auch in diesen Versuchen sind die Bastzellwände der Oberseite immer noch deutlich stärker verdickt als diejenigen der Kontrollpflanzen, nur in einigen Fällen waren hier die Wandverdickungen in Versuchs- und Kontrollpflanzen gleich.

In den bei längerer Versuchsdauer gebildeten Holzzellen traten die gleichen Veränderungen in der Ausbildung der Wandverdickungen und der Zellweite auf, wie in den Kollenchym- und Bastzellen, vgl. nebenstehende Figur 3a und b.

Die Veränderungen in der Zellweite der mechanischen Gewebe werden mit der Zeit geringer, doch nicht aufgehoben. Dies ist auch aus Vergleichen von Figur 3a mit Fig. 3b, sowie Fig. 10a mit 10b, p. 292, und 31a und b, p. 333, sowie 33a und b, p. 335, ersichtlich. Mit anderen Pflanzen in derselben Weise angestellte Versuche führten zu analogen Resultaten; diese Pflanzen sind: *Euphorbia heterophylla, Abutilon Darwinii, Phaseolus multiflorus, Vicia Faba*, Blattstiele von *Helleborus hybridus Hortorum;* vgl. Versuch 2—6, p. 308—315. Ferner kann aus anderen Versuchen (Versuche mit kombinierten Wirkungen, vgl. p. 289) geschlossen werden, daß die obige Reaktion mehr oder weniger scharf ausgeprägt auch in folgenden Pflanzen auftreten würde: *Rubia tinctorum, Sambucus nigra, Levisticum officinale, Aristolochia Clematitis, Silphium, Lavatera thuringiaca* und anderen Malvaceen, *Aconitum Napellus, Digitalis* (verschiedene Hybriden), *Conium maculatum, Coleus hybridus Hort., Iresine Wallisii, Achyranthes Verschaffeltii, Amarantus retroflexus, Chrysanthemum indicum hybr.* Von den mit anderen Pflanzen in obiger Weise angestellten Versuchen sind außerdem noch folgende spezifischen Resultate zu erwähnen:

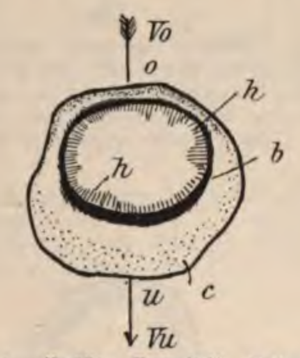


Fig. 4. *Abutilon Darwinii.* Halbschem. Querschn. aus der geotr. reaktionsfähigen Zone eines 19 Tage in horizontaler Zwangslage gehaltenen Sprosses. Vergr. 10; *Vo-Vu* Vertikale; *o* Obers.; *u* Unters.; *c* Kollenchym; *b* Bastbündelring, *h* Holzring.

Bei *Abutilon Darwinii* tritt obige Reaktion nur in den Sproßteilen ein, in denen bei Anstellung der Versuche noch kein Holz gebildet war (vgl. Fig. 4); in den älteren Teilen dagegen konnte schon in zehntägigen Versuchen Epitrophie des Holzes und der Rinde im Sinne Wiesners, also eine Förderung der kambialen Tätigkeit auf der Oberseite, konstatiert werden (vgl. Fig. 5, p. 278, 19a und b, 20a und b, und Versuch 4, p. 312). Auch in Beziehung auf die Wanddicke der Holzzellen verhielten sich die älteren Teilen dieser Sprosse anders wie die jüngeren, es waren

die Holzzellen der Unterseite stärker verdickt, als diejenigen der Oberseite (vgl. Fig. 20a und b). In der Rinde wurden in den älteren Sproßteilen auf der Oberseite sekundäre Bastbündel gebildet, deren Bildung auf der Gegenseite ganz unterblieb (vgl. Fig. 19a und b, p. 313).

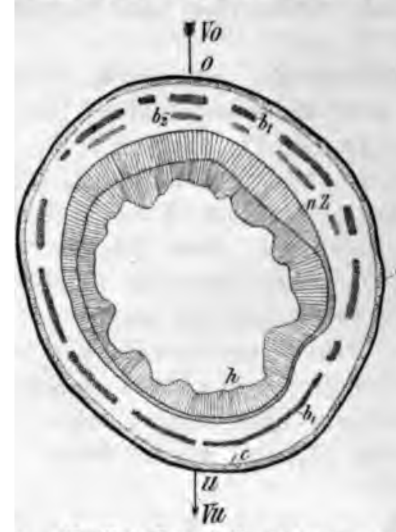


Fig. 5. *Abutilon Darwinii.* Halbschem. Querschnitt aus dem älteren Teile eines 19 Tage in horizontaler Zwangslage gehaltenen Sprosses. Vgr. 24; b_1 primäre, b_2 sekundäre Bastbündel, *nZ* während des Versuches neugebildetes Holz.

In länger dauernden Versuchen mit *Euphorbia heterophylla* wurde der Holzkörper hypotroph, d. h. es wurden auf der Unterseite mehr Holzzellen neugebildet als auf der Oberseite. Die Reaktionen in den Zellwandverdickungen und in der Zellweite waren den obigen analog (vgl. Versuch 3, p. 311, und die Figuren 6, 7a u. b und 18).

Mit Ausnahme dieser beiden Beobachtungen der Heterotrophie Wiesners beziehen sich die auftretenden anatomischen Veränderungen nur auf primär angelegte Gewebe, in denen auch normalerweise Verdickungen der Membranen ausgebildet werden. So gelang es auch in Blattstielen von *Helleborus niger* (Versuch 5, p. 315), wo die primäre Anlage von Bastbündeln vorhanden ist, und wo zuweilen, wie bekannt (vgl. Pfeffer 1904, Bd. II, p. 148), am Grunde stark verdickte Bastzellen auftreten, weder durch Horizontalzug — was Hegler l. c. angibt —, noch auch durch Krümmungs- und Schwerkrafts-

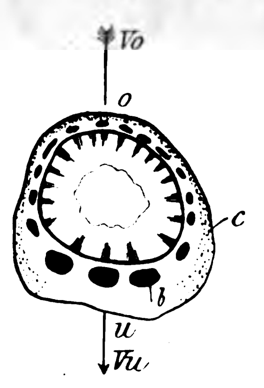


Fig. 6. *Euphorbia heterophylla.* Halbschem. Querschn. aus der geotr. reaktionsf. Zone eines horizontal gehaltenen Sprosses. Versuchsdauer 12 Tage. Vergr. 10. Die Figur zeigt die verschiedene Ausdehnung der Gewebe auf Oberseite (*o*) und Unterseite (*u*). *c* Kollenchym, *b* Bastbündel.

wirkung eine Ausbildung von Bastbündeln mit verdickten Zellmembranen auf der Konvex- resp. Oberseite herbeizuführen.

Erwähnt sei eine andere Erscheinung, die bei Blattstielen von *Helleborus niger* und ebenso bei solchen von *Helleborus hybridus Hort.* mit Regelmäßigkeit auftrat. Die sich in horizontaler Zwangslage entwickelnden Blattstiele blieben in ihrer Längenentwicklung um 10—15 cm hinter den sich normal entwickelnden zurück, wogegen ihr Querdurchmesser das $1\frac{1}{2}$- bis $1\frac{3}{4}$ fache desjenigen normaler Blattstiele betrug (vgl. Versuch 22, p. 336). Siehe über derartige Erscheinungen Pfeffer (1904, Bd. II, p. 632).

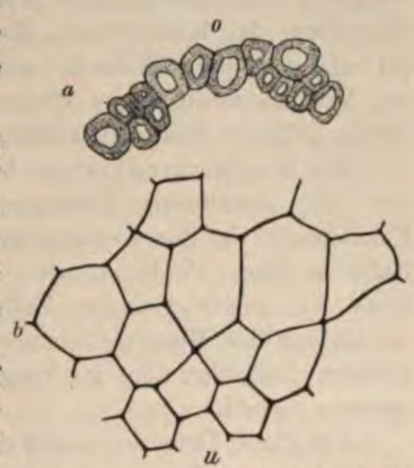


Fig. 7a und b. *Euphorbia heterophylla.* Bastbündel aus dem als Fig. 6 abgebildeten Querschnitt, Vergr. 200. Fig. 7a aus der Mitte der Oberseite (*o*). Fig. 7b aus der Mitte der Unterseite (*u*).

Wurden scharf rechtwinklig gekrümmte Objekte von *Ricinus communis, Euphorbia heterophylla, Abutilon Darwinii* und *Phaseolus multiflorus* so an horizontaler Klinostatenachse befestigt, daß die über der Krümmungsstelle befindlichen Sproßteile senkrecht auf derselben standen, die unteren ihr aber parallel liefen, so wurden bei gleichmäßiger Rotation die Wandverdickungen der Kollenchym-, Bast- und Holzzellen in der Krümmungszone auf der konvexen Seite stärker; auf der konkaven Seite blieben dieselben schwächer als an der gleichen Stelle des normal gewachsenen gleichalterigen Sprosses und als vor und hinter der Krümmungsstelle. Dabei war die Zellweite dieser Gewebe auf der konvexen Seite kleiner oder gleich normal, auf der konkaven Seite gewöhnlich größer als normal (vgl. Versuch 12, 13, 14, p. 324 u. 325).

Klinostatenversuche, ebenfalls mit gleichmäßiger Rotation, aber mit anderer Orientierung der gekrümmten Objekte zur Vertikallinie, führten zu annähernd gleichen Resultaten (vgl. Versuch 15—17, p. 325 u. 326).

Diese anatomischen Erfolge, einerseits durch die horizontale Zwangslage, anderseits durch die gewaltsame Krümmung in wachstumsfähigen, krautigen Sprossen induziert, fallen, da sie in einer

ungleichmäßigen Wachstumsförderung bestehen, in die Reihe der Erscheinungen, die wir nach dem Vorgange Wiesners Anisotrophien nennen. Wir können daher bei obigen Reaktionen nach der Art der Auslösung einen Geotrophismus und einen Kamptotrophismus unterscheiden, und definieren diese wie folgt:

Unter Geotrophismus verstehen wir den Reaktionserfolg, der in wachstumsfähigen, orthotropen Krautsprossen auftritt, wenn dieselben horizontal gelegt werden, und der sich in unserem Falle im Vergleich zum gleichalterigen Normalsproß in einer Förderung der Wanddicke der Kollenchym-, Bast- und Holzzellen der Oberseite, bei relativ kleinerer Zellweite, und in einer verminderten Ausbildung der Membranverdickungen dieser Gewebe auf der Unterseite, bei relativ größerer Zellweite, äußert.

Mit Kamptotrophismus bezeichnen wir den Reaktionserfolg, den eine gewaltsame Krümmung wachstumsfähiger, orthotroper Krautsprosse in der Krümmungszone hervorruft, der in unserem Falle in einer Förderung der Wandverdickungen der konvexen Seite, bei relativ kleinerer Zellweite, und in einer verminderten Ausbildung der Wandverdickungen der konkaven Seite, bei relativ größerer Zellweite, alles im Vergleich zum gleichalterigen Normalsprosse, besteht.

Aus dieser Definition ergibt sich schon der Unterschied zwischen Reaktionen und den paratonischen „Trophien“ Wiesners[1]).

Durch die Einführung dieser Begriffe ist natürlich eine tiefere Einsicht nicht gewonnen. Dieselben sagen nur aus, daß durch die gewaltsame Krümmung, bezw. die horizontale Lage die betreffenden Erfolge hervorgerufen werden. Wie aus folgendem zu ersehen, können die näheren oder ferneren Ursachen in den verschiedenen Fällen ganz different sein.

---

1) Vgl. über diese Nomenklatur Pfeffer 1904, Bd. II, p. 83, Anm. Wiesner bezeichnet die exzentrische Ausbildung der Jahresringe von Sprossen mit sekundärem Dickenwachstum als Heterotrophien. Auch er unterscheidet Geotrophie, Phototrophie usw. je nach den Faktoren, die auslösend wirken (1895, p. 490). Massart (1902, p. 41) führt für diese Heterotrophien Wiesners den Ausdruck Anisopachynose ein und bezeichnet zB. das von ihm studierte ungleichseitige Dickenwachstum von *Ficus repens*, das durch ungleiche Belichtung ausgelöst wird, als Photanisopachynose descendante. Die Geoepitrophie Wiesners wäre dann negative Geanisopachynose zu nennen. Wir glauben aber obige Bezeichnungen Wiesners beibehalten zu können, indem wir von einer sich auf Ober- und Unterseite äußernden Geotrophie krautiger Sprosse, und von einer Geotrophie verholzter Achsen, die entweder Geoepitrophie oder Geohypotrophie sein kann, je nachdem Ober- oder Unterseite gefördert werden, reden.

Geotrophismus und Kamptotrophismus können zunächst Reaktionen zweierlei Art sein, es können spezifische Reizreaktionen der Schwerkraft auftreten, oder beide Reaktionen Wirkungen eines rein mechanischen Reizes sein. Wir haben im ersten Falle das Organ aus seiner normalen Schwerkraftslage gebracht, und in den geotropisch reaktionsfähigen Stellen werden durch das dem mechanischen Zug entgegenwirkende geotropische Reaktionsbestreben Spannungen induziert. Diese werden aber auch durch die direkte mechanische Krümmung hervorgerufen. Es ist deshalb angebracht, die in beiden Fällen auftretenden Spannungsverhältnisse näher zu betrachten.

Bringt man ein wachstumsfähiges, orthotropes Organ in horizontale Lage, so tritt in der Wachstumszone eine Aufkrümmung ein, die basalwärts fortschreitet bis zur letzten, eben noch wachsenden Zone. Das Endresultat ist eine rechtwinklige Krümmung an der Grenze zwischen dem ausgewachsenen und dem noch wachsenden Teile des Sprosses. Diese Aufkrümmung beruht auf einer Wachstumsförderung der Unterseite gegenüber der Oberseite. Für unsere Betrachtungen ist es gleich, ob diese Förderung der Unterseite in einer Wachstumsretardation auf der Oberseite oder in einer Beschleunigung des Wachstums der Unterseite besteht. Es kommt für uns zunächst nur die Wachstumsdifferenz beider Seiten in Betracht.

Verhindern wir nun die Ausführung dieser negativ geotropischen Krümmung durch Zug in der Längsrichtung der Organe, so wird dieser an sich allseitig gleichmäßig wirken. Er allein ist, wie die Versuche von Ball (1904, vgl. auch die dort, p. 307, zitierte ältere Literatur) und Keller (1904) zeigen, bei Organen, die sich in der Normallage befinden, ohne Einfluß auf die Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Gewebe. Infolge der angestrebten geotropischen Aufkrümmung werden aber in den reaktionsfähigen Stellen der Organe Spannungen auftreten in der Weise, daß sich die Unterseite in Druck-, die Oberseite dagegen in Zugspannung befindet. Daß es sich hierbei um sehr hohe Energiewerte handelt, ergibt sich schon daraus, daß eine sehr hohe Gegenwirkung nötig ist, um die angestrebte geotropische Krümmung zu verhindern. So vermochten nach Meischke (1899, p. 362) Grasknoten noch das 4 fache der normalen Inanspruchnahme zu leisten, dagegen betrug die Hubfähigkeit in gewissen Fällen bei Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus* das 28 fache, bei *Helianthus*

das 30 fache der normalen Anforderung. Es mußte also das statische Moment um das 4-, 28- und 30 fache gesteigert werden, um die angestrebte Krümmung zu hemmen. Eine Folge dieser Krümmungsenergie ist es ferner, daß sich die horizontal gelegten Sprosse trotz eines ansehnlichen Spannungsgewichtes immer ein wenig aufkrümmen und bei der Abnahme des Spanngewichtes die geotropische Krümmung sofort ausführen.

Analog sind die Spannungsverhältnisse, welche eintreten, wenn ein radiär gebautes Organ scharf gekrümmt wird. Biegen wir ein System von regulärem Querschnitt und gleichdichter Masse, so wird auf der konvexen Seite eine Zug-, auf der konkaven Seite eine Druckspannung entstehen. Diese Spannungen nehmen von beiden Seiten nach der Medianebene hin, die senkrecht auf der Biegungsebene steht, gleichmäßig ab, sodaß hier eine neutrale Ebene besteht. Ein radiär gebauter, noch wachstumsfähiger Sproß entspricht zwar nicht genau diesen Anforderungen, doch wird er bei einer gewaltsamen Krümmung in ähnlicher Weise mechanisch beansprucht werden, und allgemein können wir sagen, daß die konvexe Seite in Zug-, die konkave Seite in Druckspannung versetzt wird; denn die durch den anatomischen Bau bedingten Abweichungen können nur in einer Verschiebung der neutralen Fläche und der Spannungsmaxima bestehen. Zugspannung sowohl wie Druckspannung werden über die Krümmungsstelle hinaus wirken und allmählich ausklingen. Auf beiden Seiten kommt die durch das Gewicht, welches zur Fixierung der Sprosse dient, erzeugte Zugspannung hinzu, die wir aber im folgenden unberücksichtigt lassen können, da sie, wie schon bemerkt, ohne Einfluß auf die Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente ist.

Die bei gewaltsamer Krümmung, unter Ausschaltung einseitiger Schwerkraftwirkung, auftretenden Reaktionen müssen durch die Spannungsverhältnisse veranlaßt werden, denn sie klingen, wie diese, vor und hinter der Krümmungszone aus. Nun könnte, wie dies ja auch Hegler (1893 l. c.) tatsächlich glaubte, die Zugspannung einfach fördernd auf die Ausbildung der Wandverdickungen einwirken. Andrerseits müßte man dann aber auch annehmen, daß die Druckspannung hemmend auf dieselbe wirkte. Die Ansicht Heglers ist widerlegt, und unsere Versuche, einen gleichmäßigen Längsdruck auszuüben, sind nicht streng beweisend (vgl. Versuch 18, p. 327).

Selbst wenn es gelänge überzeugend nachzuweisen, daß Längsdruck die Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen

Gewebe hemmt, so würde daraus doch nicht zu folgern sein, daß es einfach der auf der konkaven Seite auf die Gewebe ausgeübte Druck sei, der die Veränderungen in der Ausbildung ihrer Wandverdickungen hervorruft; denn dadurch würde eben nur die Hemmung der Ausbildung der Wandverdickungen der konkaven Seite und nicht die beschleunigte Ausbildung auf der konvexen Seite erklärt.

Wir müssen daher annehmen, daß beim Zustandekommen kamptotrophischer Reaktionen beide Spannungen (Zug- sowohl wie Druckspannung) beteiligt sind, in welcher Weise wissen wir nicht. Die allmähliche Änderung der Spannungen, der gleichmäßige Übergang von Druck zu Zug oder umgekehrt von Zug zu Druck, muß von Bedeutung sein. „Vielleicht werden durch diese ungleiche Inanspruchnahme, also durch eine Unterschiedsempfindung, bestimmte Reizanstöße gewonnen“ (Pfeffer 1904, Bd. II, p. 669). Wohl denkbar wäre es daher auch, daß ein Spannungsgefälle beim Zustandekommen der Reaktion überflüssig wäre, daß zB. ein Spannungsgefälle, das von höherem Druck auf einer Seite zu niedrigerem Druck auf der Gegenseite überginge, ebenso zur kamptotrophen Reaktion führte, wie der Übergang von Druck- zu Zugspannung. So trat zB. bei den Versuchen mit Längsdruck in der Wachstumszone derjenigen Hypokotyle, die nicht genau vertikal gedrückt wurden, und die durch das angestrebte Längenwachstum die später beschriebenen Windungen (vgl. Versuch 18, p. 328) ausführten, eine kamptotrophische Reaktion ein. Ähnliche Verhältnisse könnten bei kombinierten Reizen (zB. bei antagonistischer Wirkung von geo- und kamptotrophischem Reize) wohl eintreten, wenn die Krümmung in einer geotropisch gut reaktionsfähigen Stelle erfolgte. Doch besitzen wir kein Maß der Drucke, welche einerseits durch die gewaltsame Krümmung, andrerseits durch die angestrebte geotropische Reaktion veranlaßt werden, können somit auch nicht entscheiden, inwieweit sie sich aufheben, inwieweit also ein einfaches Druckgefälle reizauslösend wirkt.

Allen Fällen gemeinsam ist jedoch, daß die Ausbildung der Wandverdickungen auf der Seite größter Druckspannung gehemmt wird.

Der konvexen Seite gekrümmter Sprosse entspricht die Oberseite der in horizontaler Zwangslage gehaltenen Organe; denn beide stehen unter Zugspannung, der konkaven Seite entspricht die Unterseite, beide stehen unter Druckspannung. Konvexe Seite und

Oberseite werden in gleicher Weise in der Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente im Vergleiche zum Normalsprosse gefördert, konkave und Unterseite bleiben in der Ausbildung dieser Wandverdickungen zurück. Es entsprechen also den gleichen Spannungsverhältnissen auch die gleichen Reaktionserfolge. Unzweifelhaft sind die durch die Verhinderung der geotropischen Reaktion zwischen Ober- und Unterseite entstehenden Spannungsdifferenzen auch von großer Bedeutung für die hier eintretenden Reaktionen; denn unterlasse ich es, dieselben herzustellen, so treten überhaupt keine anatomischen Veränderungen ein, sondern das Organ krümmt sich geotropisch auf und behält seinen radiären Bau; es tritt wenigstens keine Reaktion ein, die sich in einer verschiedenen Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente äußerte. Für solche Sproßteile, deren Längenwachstum noch nicht abgeschlossen ist, und in denen normalerweise eine geotropische Reaktion eintritt, ließe sich die Erklärung wohl annehmen, daß es auch hier Spannungen sind, die die anatomischen Veränderungen hervorrufen. Die Schwerkraft wäre dann nur insofern an den Reaktionen beteiligt, als sie Spannungen und damit eine der kamptotrophischen analoge Reaktion induzierte.

Es ließe sich hierdurch aber nur ein kleiner Teil der gemachten Beobachtungen erklären; denn die geotrophische Reaktion tritt auch in solchen Organen und Sproßstücken auf, in denen bei horizontaler Lage keine geotropische Aufkrümmung mehr erfolgt, bei denen es also keiner mechanischen Mittel bedarf, sie in der Horizontallage zu erhalten. Schon Ball (1904, p. 330) legte ältere Epikotyle von *Phaseolus multiflorus* horizontal. Sie krümmten sich nur in den jüngeren Sproßteilen geotropisch auf, dennoch trat die geotrophische Reaktion auf der ganzen Länge des horizontal gebliebenen Teiles auf. Führt man diese Versuche mit *Phaseolus*-Pflanzen aus, die schon mehrere Internodien gebildet haben, so tritt eine geotropische Aufkrümmung nur in dem jüngsten oder zweitjüngsten Internodium ein, die geotrophische Reaktion aber auch in den Epikotylen und übrigen Internodien. Ein anderes Beispiel möge hier noch angeführt werden. Im Frühjahr wurde *Vicia Faba* im Gewächshaus kultiviert. Die Pflanzen schossen sehr schnell auf und knickten, da ihnen absichtlich keine Stütze geboten wurde, sehr bald um, sodaß sie horizontal auf dem Experimentiertische lagen und so weiter wuchsen. Fast alle Stengel waren, als die Pflanzen nach 5 Wochen abgeschnitten wurden, stark tordiert,

eine Umdrehung um 360° auf eine Stengellänge von 3—6 cm. Trotzdem zeigten Querschnitte, die in Abständen von 1 cm hergestellt wurden, immer Förderung der Wanddicke der mechanischen Elemente der jeweiligen Oberseite.

Aus den Versuchen mit horizontaler Lage, sowie aus den später zu beschreibenden Versuchen mit kombinierten Wirkungen ergibt sich, daß die geotrophische Reaktion in allen denjenigen Sproßteilen auftritt, deren Kollenchym-, Bast- und Holzzellen bei Anstellung der Versuche noch nicht die definitive Ausbildung erreicht haben.

Die geotrophische Reaktion tritt also auch in den nicht mehr geotropisch reaktionsfähigen Teilen auf, und zwar sowohl dann, wenn die jüngeren Teile sich geotropisch aufrichten, als auch dann, wenn dieses Aufrichten mechanisch gehemmt ist. Wird die Aufkrümmung in den jüngeren Teilen horizontal gelegter Sprosse nicht gehemmt, so werden durch die Sproßlast gewisse Spannungen induziert. Daß dieselben nicht ansehnlich sind, erfolgt aus dem Unterbleiben der Abwärtskrümmung; denn diese ausgewachsenen Sproßteile werden schon durch geringe Kräfte stark gebogen. Für das Zustandekommen der geotrophischen Reaktion sind diese Spannungen ohne Bedeutung; denn die gleiche Reaktion tritt auch dann in dem horizontalen Teile ein, wenn ein horizontal gelegter Sproß in den jüngeren Teilen rechtwinklig aufwärts gebogen, und diese Zwangslage durch Vertikalzug fixiert wird (vgl. Versuch 36, p. 347).

Die geotrophische Reaktion tritt also auch dann ein, wenn sich in den betreffenden Sproßteilen wesentliche Spannungsänderungen auf den antagonistischen Flanken nicht nachweisen lassen.

Verbunden mit den Veränderungen in den Wandverdickungen der mechanischen Gewebe treten sowohl bei horizontaler Zwangslage, als auch bei gewaltsamer Krümmung beträchtliche Größenunterschiede der einzelnen Zellen und dadurch auch der Gewebekomplexe auf (vgl. die beigegebenen Figuren). Von individuellen Abweichungen abgesehen, kann man allgemein sagen: Bei horizontaler Zwangslage und gewaltsamer Krümmung bleibt die Zellweite der mechanischen Gewebe der Oberseite resp. der Konvexseite normal oder sie wird, und zwar in den meisten Fällen, kleiner als normal[1]).

---

1) Dies beruht natürlich nicht auf einer Reduktion, sondern die Zellen behalten die Weite, die sie bei Beginn der Versuche hatten, oder sie werden in geringerem Maße wie diejenigen normaler Pflanzen gefördert.

Die Bastbündel dieser Flanken bestehen meistens aus weniger Fasern als diejenigen normaler Pflanzen. Auf der Unterseite resp. der Konkavseite haben die Zellen der Rindengewebe, meist auch die des Holzkörpers, übernormale Größe. Die Unterschiede in der Zellgröße sind natürlich um so beträchtlicher, je jünger die Gewebe bei Anstellung der Versuche waren.

Die Ausführung dieser angestrebten Wachstumstätigkeiten wird natürlich durch eine genügende mechanische Widerlage verhindert. Daher verharren auch im Gipsverbande Kambium und Meristem in untätigem Zustande (vgl. Newcombe 1894, p. 149). Die Zellen haben nach Beendigung der Versuche annähernd dieselbe Größe wie zu Beginn derselben. Hypokotyle, die in horizontaler Lage mit einem Gipsverbande umschlossen wurden, zeigten deshalb, auch wenn die Versuche mehrere Wochen dauerten, keine Veränderungen in der Zellweite der Gewebe, dagegen eilten auch hier die Wandverdickungen der Kollenchym-, Bast- und, falls solche bei Anstellung der Versuche gebildet waren, der Holzzellen auf der Oberseite der normalen Ausbildung voraus, während sie auf der Unterseite zurückblieben. Internodien von *Phaseolus multiflorus* gaben analoge Reaktionserfolge, ebenso trat hier die geotrophische Reaktion auch in den nicht eingegipsten Epikotylen auf.

Wenn man auch annimmt, daß in den geotropisch reaktionsfähigen Stellen auf der Unterseite infolge des Reaktionsbestrebens eine Spannungszunahme eintritt, so lassen sich die Reaktionserfolge doch nicht rein mechanisch erklären. Hier wie in den übrigen angeführten Fällen versagt die rein mechanische Erklärung, und es bleibt uns nichts anderes übrig, als anzunehmen, daß der Schwerkraftsreiz auf andere Weise die verschiedene Ausbildung der Gewebe hervorbringt und nicht bloß dadurch wirkt, daß er Wachstumsdifferenzen (geotropische Wirkung) und dadurch Spannungen hervorruft. Daraus folgt weiterhin, daß auch in den Fällen, wo das geotropische Reaktionsbestreben Spannungen induziert, diese Spannungen nicht allein Ursache der verschiedenartigen Ausbildung von Ober- und Unterseite sein können, sondern daß auch hier zunächst ein spezifischer Reiz wirksam sein muß. Da dieser spezifische Schwerkraftsreiz eine Veränderung der Wachstumstätigkeit induziert, können wir ihn den geotrophischen nennen, doch ist dabei wohl zu beachten, daß in letzter Instanz dieselben Faktoren für Geotrophismus ursächlich sein können, die in jüngeren Sproßteilen zur geotropischen Reaktion führen; denn diese nächsten Auslösungen

können auch sehr wohl in den nicht mehr krümmungsfähigen Sproßstücken stattfinden.

Zum näheren Studium der Perzeption des geotrophischen Reizes wurden die in horizontaler Zwangslage befindlichen Objekte abwechselnd um 180° gedreht, also beide Flanken gleichlang aufwärts und abwärts gewandt. Die Versuche wurden zum Teil mit dem intermittierenden Klinostaten, zum Teil mit freier Hand ausgeführt.

Versuche mit 2 stündiger Intermittierung führten auch bei längerer Versuchsdauer zu keinen anatomischen Veränderungen (*Ricinus communis*, Versuch 8, p. 320). Bei 24 stündiger Intermittierung trat bei *Ricinus communis* (Versuch 10, p. 321) eine geringe Dickenzunahme der Organe in der Angriffsrichtung der geotrophischen Reizung ein, ohne daß anatomische Differenzen der betreffenden Flanken auftraten. Dasselbe zeigten Epikotyle von *Phaseolus multiflorus* (Versuch 11, p. 322) bei 48 stündiger Intermittierung in erhöhtem Maße; hier nahm der gesamte Querdurchmesser der Objekte gegenüber normal gewachsenen Pflanzen zu, und im Querschnitt hatten die Rindengewebe auf den intermittierend gereizten Seiten eine größere Flächenausdehnung angenommen, als auf den Flanken.

Aus diesen Resultaten geht hervor, daß bei kürzeren Zeiten der gleichmäßig abwechselnden Reizung antagonistischer Seiten die Spannungen sich ausgleichen, und daß der geotrophische Reiz ausklingt, ehe der gereizte Teil wieder in dieselbe Reizlage kommt. Es kommt somit bei kürzeren Expositionszeiten nicht zur Auslösung eines Differenzreizes. Würden Versuche mit Expositionszeiten, die so lang gewählt wären, daß ein geotrophischer Erfolg eingetreten wäre, bevor das Organ in die andere Reizlage überginge, angestellt, so müßte eventuell auf beiden opponierten Seiten der gleiche Erfolg (Förderung der Wanddicke der mechanischen Gewebe gegenüber den beiden Flanken) eintreten. Wird dagegen ein Sproß so gedreht, daß eine Flanke länger nach abwärts gewandt bleibt als die andere, so wird auch ein entsprechender Erfolg erhalten. Es ist dieses zB. aus Versuch 9 (p. 320) zu ersehen, bei dem in zweistündigen Intervallen abwechselnd um 270° und 90° gedreht wurde. Die Förderung trat hier in der länger nach oben gewandten Flanke ein.

Ob der eintretenden geotrophischen Reaktion eine verschiedene Verteilung des Protoplasmas oder eine Wanderung desselben voraus-

geht [vgl. Wortmann (1887 l. c.) und Noll (1888, p. 531), siehe hierüber auch Pfeffer (1904, Bd. II, p. 635)], wurde von uns nicht untersucht, sondern immer nur Gewicht auf die Ausbildung der Zellengröße und der Zellwände gelegt. Deutlich sichtbare Unterschiede in der Ausbildung derselben konnten je nach der Wachstumsfähigkeit der Sprosse und je nach der Jahreszeit in Hypokotylen von *Ricinus communis* und Epikotylen von *Phaseolus multiflorus* durchschnittlich nach 3 Tagen konstatiert werden (Versuch 19, p. 331). Bei *Abutilon Darwinii* scheinen dieselben erheblich früher aufzutreten; denn hier wurde der Beginn der Wucherungen der Unterseite meist schon nach 24 Stunden äußerlich sichtbar (Versuch 23, p. 337).

In den Versuchen, die während der ganzen Vegetationsperiode dauerten, blieb die Wanddicke in der Oberseite gegenüber der Unterseite in weitaus den meisten Fällen dauernd gefördert, oder wurde doch erst im späteren Alter eingeholt (sehr wenige Fälle). Gegenüber dem normal gewachsenen, gleichalterigen Sprosse erscheint endlich bei diesen Versuchen die Wanddicke der mechanischen Elemente auf der Oberseite minimal oder nicht gefördert, auf der Unterseite bleibt die Ausbildung derselben in weitaus den meisten Fällen zurück (vgl. p. 274, Versuch 1, p. 308, 21, p. 334).

Aus diesen Tatsachen, wie aus dem Umstande, daß die beschriebenen anatomischen Veränderungen auch dann auftreten, wenn die Organe schon so alt sind, daß sie geotropisch nicht mehr reagieren und die Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Gewebe schon lange begonnen hat, läßt sich schließen:

1. Die Reaktionszeit, d. h. die Zeit zwischen Induktion und dem ersten sichtbaren Reaktionserfolge, beträgt bei *Ricinus communis* und *Phaseolus multiflorus* mindestens 3 Tage, bei *Abutilon* scheint dieselbe erheblich kürzer zu sein.
2. Die Reaktionserfolge werden nicht oder doch nur in bestimmtem Maße wieder ausgeglichen.
3. Reaktionsfähigkeit besitzen alle Organe, bei denen die bezüglichen Gewebe noch zu Veränderungen des Zellvolumens und der Membrandicke fähig sind.

Daß Geotrophismus auch in der Natur sehr häufig vorkommt, haben Ricome (1898) und Keller (1904) dargetan: Ricome fand, daß bei Infloreszenzen (einzelnen Blütenstielen, Trauben, Doldentrauben, zymösen Blütenständen) die gegen den Horizont geneigten

Achsen, die das Gewicht ihrer Zweige, Blüten und Früchte tragen und somit auf Ober- und Unterseite verschiedenen mechanischen Bedingungen ausgesetzt sind, auf diesen Seiten auch eine verschiedene Ausbildung der Gewebe zeigen. Durch Änderung der Orientierung der verschiedenen Seiten der Zweige im Raume fand er, daß die Schwerkraft die Ausbildung einer Ober- und Unterseite bewirkt. Wurden an den Spitzen der Zweige noch Supplementgewichte angehängt, somit die Unterschiede in den mechanischen Bedingungen vergrößert, so trat auch ein dementsprechender Erfolg ein. Die anatomische Untersuchung ergab eine Verlängerung des Vertikaldurchmessers; die Unterseite erhielt große und zahlreiche Zellen in Epidermis und Rindengewebe, manchmal auch im Zentralzylinder, während auf der Oberseite die Zellen die normale Größe nicht erreichten *(Daucus, Heracleum).* Das Kollenchym wurde auf der Oberseite stärker, erhielt dagegen auf der Unterseite nicht den Charakter von Festigungsgewebe; die Zellen wurden groß, die Membranen dünn *(Heracleum, Daucus, Archangelica, Erigeron).*

Bei diesen in der Natur vorkommenden Fällen (Blütenstielen usw.) wird, sofern dieselben nicht autotropistisch oder plagiogeotropistisch in schräge oder horizontale Lage gebracht sind, die Eigenschwere der Organe nur insofern in Betracht kommen, als sie das Organ in die geotrophische Reizlage bringt; die Dorsiventralität der von Ricome behandelten Objekte muß auf geotrophischen Eigenschaften beruhen. Daß beim Vergrößern des Eigengewichts der Organe durch ein Supplementgewicht die Differenzen in der Ausbildung der Seiten größer werden, ist — wenn wir die Versuche Ricomes richtig verstehen — als ein kombiniertes Phänomen aufzufassen; denn erstens wird das Organ dadurch in eine bessere Reizlage gebracht, und zweitens wird in diesem Falle auch eine kamptotrophe Reaktion induziert werden. Durch das Anhängen des Gewichtes treten die Spannungen plötzlich ein und sind so stark, daß sich das Organ denselben nicht anpassen kann, während andrerseits die Eigenschwere erst mit dem Wachstum der Organe zunimmt.

II. Kombinierte Wirkungen.

Wie schon erwähnt, kommt auf der konvexen Seite der Krümmungszone scharf gekrümmter Objekte bei Rotation am Klinostaten derselbe Reaktionserfolg zustande wie auf der Ober-

konvexen Seite der Krümmungszone und eines Stückes des vertikalen Teiles, das an die Krümmungszone anschließt, auf der Flanke der konvexen Seite. Auf den gegenüberliegenden Flanken dieser Hypokotylstücke bleiben die Zellwände der mechanischen Gewebe zunächst fast völlig ungefördert oder erreichen doch auch bei länger dauernden Versuchen nicht die normale Dicke, Versuch 25—29, p. 340—343.

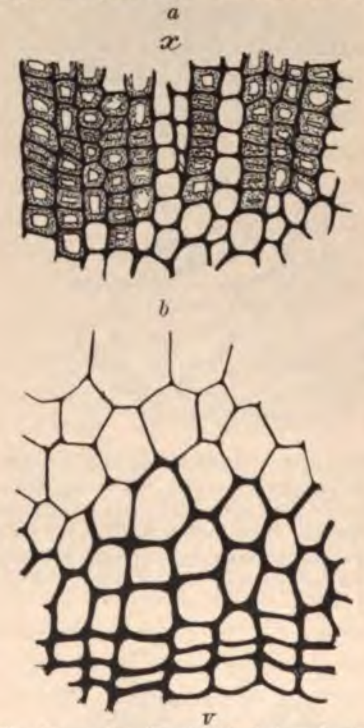


Fig. 10 a und b. *Euphorbia heterophylla.* Holzstücke aus der Mitte der Krümmungszone eines rechtwinklig gekrümmten vertikalen Sprosses. Versuchsdauer 10 Wochen; Vgr. 300. Fig. 10 a ein Stück aus der Mitte der konvexen Seite (*x*); Fig. 10 b ein Stück aus der Mitte der konkaven Seite (*v*).

Erstrecken sich diese Versuche auf längere Zeiträume, so gilt auch für diese eintretenden Reaktionen das für die horizontale Zwangslage Gesagte: Die Wandverdickungen eilen auf der geförderten Seite zunächst der normalen Ausbildung voraus, können aber mit der Zeit eingeholt werden. Die Wandverdickungen der Gewebe der Gegenseite werden zunächst fast nicht gefördert; erst mit der Zeit tritt eine Förderung ein, die aber immer hinter der normalen zurücktritt.

In diesen Zwangslagen eingegipste Objekte zeigen dieselben Differenzen der Ausbildung der Wandverdickungen, jedoch weniger ausgeprägt.

Dieselben Resultate wurden auch bei anderen Pflanzen erzielt: *Phaseolus multiflorus*, *Euphorbia heterophylla*, *Abutilon Darwinii* usw., vgl. p. 334—343.

Außerdem konnte bei *Euphorbia heterophylla* an Versuchen, die 10 Wochen währten (Versuch 21, p. 334), im horizontalen Teile Hypotrophie des Holzkörpers konstatiert werden. Sprosse von *Abutilon Darwinii* wurden in den älteren horizontal gelegten Teilen exotroph in Holzkörper und Rinde (Versuch 28, p. 342, vgl auch p. 277). Blattstiele von *Helleborus hybridus Hort.* und *Helleborus niger* bleiben auch in diesen Versuchen in der Längen-

den bei einfacher Wirkung von geo- und kamptotrophischem Reize erhaltenen Resultaten bestehen darin, daß in der Krümmungszone und im horizontalen Teile, soweit die durch die Krümmung verursachten Spannungen reichen, die anatomischen Differenzen zwischen konvexer resp. Oberseite und konkaver resp. Unterseite meist größer sind als in den Teilen der Objekten, in denen nur Geoperzeption stattfindet, oder in denen nur die gewaltsame Krümmung wirkt. Vgl. Versuch 19—23, p. 331—337.

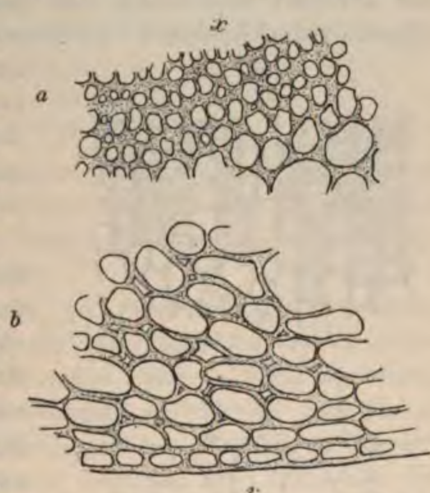


Fig. 8a und b. *Abutilon Darwinii.* Stücke des Kollenchyms aus der Mitte der Krümmungszone eines rechtwinklig gebogenen vertikal. Sprosses; Versuchsdauer 20 Tage. Vgr. 200. Fig. 8a aus der Mitte der konvexen Seite (x), Fig. 8b aus der Mitte der konkaven Seite (v).

Bei rechtwinkliger Abwärtskrümmung des unter 45° aus der Horizontalen aufsteigenden Hypokotyls tritt auf der ganzen Zugseite (= Oberseite mit konvexer Seite) Förderung der Wanddicke der mechanischen Gewebezellen ein, auf der Druckseite (= Unterseite mit konkaver Seite) bleiben die Zellwände der mechanischen Gewebe zunächst fast unverdickt und beginnen erst später gefördert zu werden, in gleicher Weise, wie diejenigen der Unterseite horizontal gehaltener Objekte. Die Differenzen in der Ausbildung dieser Wandverdickungen sind in der Krümmungszone am größten. Vergl. Versuch 24, p. 340.

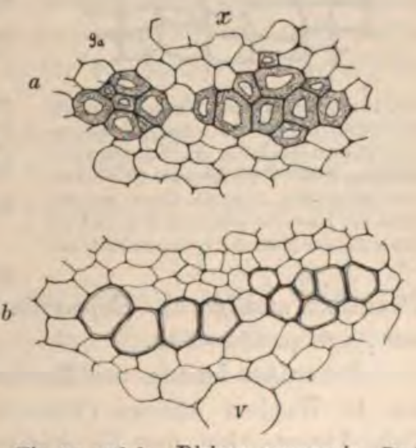


Fig. 9a und b. *Ricinus communis.* Bastbündel aus der Mitte der Krümmungszone eines rechtwinklig gebogenen Hypokotyls; Versuchsdauer 10 Wochen. Vgr. 200. Fig. 9a ein Bastbündel aus der Mitte der konvexen Seite (x), Fig. 9b ein Bastbündel aus der Mitte der konkaven Seite (v).

Abwärtskrümmung des horizontal gelegten Hypokotyls führt zur Förderung der Oberseite des horizontalen Teiles der



Fig. 11. *Ricinus communis.* Halbschem. Querschn. aus d. Mitte d. Krümmungszone eines in der Horizontalebene rechtwinklig gebogenen Hypokotyls. Versuchsdauer 30 Tage; Vgr. 8. *o* Oberseite, *u* Unterseite; *x* konvexe Flanke, *v* konkave Flanke, *c* Kollenchym, *b* Bastbündel.

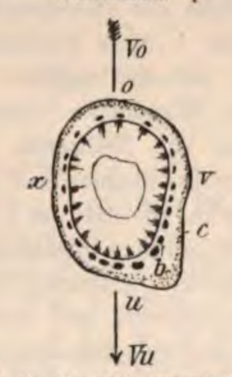


Fig. 12. *Euphorbia heterophylla.* Halbschem. Querschn. aus der Mitte der Krümmungszone eines in der Horizontalebene rechtwinklig gekrümmten Sprosses. Versuchsdauer 10 Tage; Vergr. 8; Buchstaben wie bei Fig. 11.

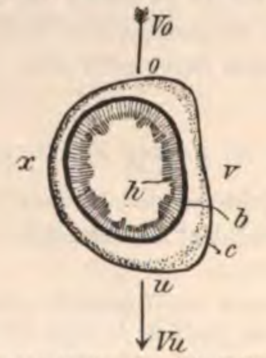


Fig. 13. *Abutilon Darwinii.* Halbsch. Querschn. aus der Mitte der Krümmungszone eines in der Horizontalebene rechtwinkl. gekrümmt. Sprosses. Versuchsdauer 12 Tge. Vgr. 8. Buchstaben wie Fig. 11. *h* Holzkörper.

die Oberseite gefördert (Versuch 40, p. 349); die Krümmungsreaktion ist auf den Flanken kaum zu bemerken.

Umgekehrt sind in diesem Falle die Verhältnisse bei *Euphorbia heterophylla* (Versuch 41, p. 351); hier überwiegt in der Krümmungszone die Krümmungsreaktion, indem die konvexe Seite die geförderte ist. Die Wandverdickungen greifen aber auch auf die Oberseite über, sodaß auch ein deutlicher Unterschied zwischen Ober- und Unterseite sichtbar ist.

Abutilon Darwinii wird in den geraden Sproßteilen, wie bei horizontaler Zwangslage, auf der Oberseite gefördert, in der Krümmungszone jedoch nur auf der konvexen Seite (Versuch 42, p. 352).

Wurden die Versuche so angeordnet, daß der vertikale Sproß nur um 45° abgelenkt und dann um 90° in der Richtung aufwärts gebogen wurde, so traten bei *Ricinus communis* und *Euphorbia heterophylla* — die Versuche wurden nur mit diesen beiden Pflanzen angestellt — die Verdickungen der Zellwände im unteren Teile der Sprosse auf der Oberseite, vor der Krümmungszone und in derselben auf der konvexen Seite, im oberen Sproßteile wieder auf der Oberseite auf (Versuch 43 u. 44, p. 352 u. 353).

Wie aus obigem zu ersehen ist, tritt bei gleichsinniger Wirkung von kampto- und geotrophischem Reize eine Reaktion ein, die einen summierten Erfolg darstellt; die anatomischen Differenzen werden in der Krümmungszone größer, als bei bloßer Krümmungswirkung und als in den Teilen, in denen

nur Geoperzeption stattfindet. Außerdem tritt bei rechtwinkliger Abwärtskrümmung aus der vertikalen oder horizontalen Lage, in dem vertikalen Sproßteile, als Folge der Krümmungswirkung auf der Flanke der konvexen Seite der Krümmungszone eine Förderung der Wanddicke der mechanischen Gewebe ein, und dementsprechend eine verminderte Ausbildung der Wandverdickungen auf der Flanke der konkaven Seite. Auch aus diesen Versuchen müssen wir auf einen Kamptotrophismus schließen; noch deutlicher geht dessen Vorhandensein aus den Versuchen mit antagonistischem Angriffe hervor. Denn bei letzteren Kombinationen tritt die kamptotrophische Reaktion in gewissen Pflanzen (*Abutilon Darwinii*, *Euphorbia heterophylla*, bei letzteren nur z. T.) so sehr in den Vordergrund, daß der antagonistische Reaktionserfolg fast ganz ausbleibt.

Bei anderen Pflanzen wieder tritt auch bei antagonistischer Wirkung die geotrophische Reaktion in der Krümmungszone ein; sie überwiegt bei *Ricinus communis* so sehr, daß eine Krümmungswirkung fast nicht zu bemerken ist.

Es ist dies ein weiterer Beleg dafür, daß der geotrophische Reiz nicht, oder doch nicht allein, durch die Spannungszustände induziert wird, welche durch die Verhinderung der angestrebten geotropischen Reaktion zustande kommen (vgl. p. 285). Denn nur dann, wenn wir annehmen, daß die Geotrophie durch anderweitige, spezifische Reizwirkungen der Schwerkraft zustande kommt, ist es zu verstehen, daß zB. bei rechtwinkliger Krümmung des invers gestellten Hypokotyls von *Ricinus communis* die Förderung der Wandverdickungen der mechanischen Gewebe auch auf der konkaven Seite der Krümmungszone auftritt, die Zellwände der konvexen Seite aber bedeutend an Dicke hinter den normalen zurückbleiben. Analoge Resultate wurden bei diesem Objekte auch bei den übrigen Versuchen mit antagonistischem Angriff von geo- und kamptotrophischem Reize erhalten. Wäre die geotrophische Reaktion an das Spannungsverhältnis gebunden, das durch die Verhinderung der geotropischen Aufkrümmung induziert wird, so müßte in den eben erwähnten Fällen in der Krümmungszone die geotrophische Reaktion unterbleiben, und dafür an dieser Stelle die kamptotrophische Reaktion auftreten.

Der Umstand aber, daß in diesen Fällen der kamptotrophische Reaktionserfolg, und in den analogen Versuchen mit *Abutilon Darwinii* und *Euphorbia heterophylla* der geotrophische Reaktionserfolg, in der Krümmungszone fast gänzlich unterbleibt, zeigt freilich,

daß bei Kombination der beiden spezifischen Reize zugleich auch korrelative Wirkungen ins Spiel treten, wie das ja in so vielen Fällen bekannt ist.

Als Folge solcher Verhältnisse und Beziehungen sind dann auch die Reaktionserfolge in den in horizontaler Zwangslage gehaltenen und in der Horizontalebene gekrümmten Sprossen verständlich. Bei letzteren Versuchen tritt ein resultierender Reaktionserfolg ein, dessen Maximum aber nie in die Halbierungslinie der Angriffsrichtungen fällt, da beide Kräfte stets ungleich groß sind. Auch hier überwiegt diejenige Reizreaktion, die bei antagonistischem Angriff beider Reize in den Vordergrund tritt. Es ist bei *Ricinus communis* die Krümmungsreaktion kaum bemerkbar, bei *Abutilon Darwinii* die Schwerkraftsreaktion, während *Euphorbia heterophylla* mehr eine Mittelstellung zwischen diesen beiden Typen einnimmt, jedoch immer noch mit Überwiegen der kamptotrophischen Reaktion.

Anschließend an diese mit intakten Pflanzen ausgeführten Versuche wurden auch solche mit kombinierten Reizen bei median längsgespaltenen Objekten angestellt. Es ist bekannt (vgl. Jost 1904, p. 537), daß median längsgespaltene Sprosse, einerlei ob die Spaltungsfläche nach oben oder unten gerichtet ist, in beiden Hälften geotropisch reagieren. In unseren Versuchen, die sich auf längere Zeiträume erstrecken mußten, war nun eine Längsspaltung des Vegetationspunktes — es wurde mit Hypokotylen von *Ricinus communis* operiert — nicht gut möglich. Die Spaltung erfolgte daher vom Grunde der Hypokotyle an nur bis ca 5 cm vor der Spitze des Sprosses.

Die Versuche zeigten: Krümmung median längsgespaltener Sprosse verbunden mit horizontaler Zwangslage der jüngeren Sproßteile ergibt gleiches Resultat wie bei ungespaltenen Sprossen, die in der gleichen Weise behandelt wurden (Versuch 46, 47, 48, p. 354—356).

In der Krümmungszone stehen beide Hälften median gespaltener Organe unter ähnlichen mechanischen Bedingungen wie die ganze Krümmungszone bei ungespaltenen Objekten. Es wird die Oberseite jeder Hälfte in Zugspannung, die Unterseite jeder Hälfte in Druckspannung versetzt werden. Querschnitt und Verteilung der mechanischen Gewebe sind jedoch andere als in dem intakten Objekte. Daher wird in jeder Hälfte die neutrale Fläche nicht in der Mitte zwischen Ober- und Unterseite zu suchen sein,

sondern sie muß einer Seite näher liegen, ebenso werden Zug- und Druckmaximum eine andere Lage als im radiären Organe haben.

In der oberen Hälfte wird, da die in Druckspannung versetzten Gewebe zumeist aus Parenchym bestehen, und die Gefäßbündel auf der Druckseite flankenständig angeordnet sind, der auf die Kollenchym-, Bast- und Holzzellen ausgeübte Druck ein ganz anderer sein, als auf der Druckseite der unteren Hälfte des Sprosses. Wie groß diese Unterschiede in den mechanischen Bedingungen der Hälften gegenüber ungespaltenen Sprossen sind, läßt sich schon daraus entnehmen, daß bei der Krümmung eines ganz median längsgespaltenen die obere Hälfte bedeutend kürzer wird als die untere. Diese Verkürzung der oberen Hälfte beträgt zum Beispiel bei Hypokotylen von *Ricinus communis* 0,5—1,5 cm. Weitere Komplikationen in den Spannungsverhältnissen entstehen auch dadurch, daß beide Hälften der Objekte nach der Längsspaltung das Bestreben haben, sich nach außen zu krümmen, daß es ferner kaum gelingt ein Objekt genau in der Mediane zu spalten, und daß die entstehenden Wundreaktionen, selbst wenn der Verschluß der Schnittwunde durch stetes Feuchthalten (vgl. Versuch 47, p. 355) gehemmt wird, eine Änderung der Spannungs- und Ernährungsbedingungen hervorrufen.

In den geotropisch reaktionsfähigen Stellen werden die mechanischen Verhältnisse noch komplizierter. Es wird hier von beiden Hälften eine negativ geotropische Reaktion angestrebt; dieses Reaktionsbestreben wird in der obere Sproßhälfte durch die Zugspannung verhindert. Die untere Hälfte wird weniger mechanisch beansprucht und macht, ähnlich wie horizontal gelegte Objekte mit fixierter Spitze, eine Ausbiegung nach unten. Es unterbleiben daher die bei horizontaler Zwangslage für die Unterseite geotropisch reaktionsfähiger Stellen beschriebenen Wucherungen. Wären die Objekte bis zum Scheitelpunkte gespalten, dann müßten in den geotropisch reaktionsfähigen Stellen dieselben mechanischen Bedingungen herrschen, wie in der Krümmungszone. Durch die Verbindung der Gewebe am Vegetationspunkte und unterhalb desselben müssen die Spannungsverhältnisse andere werden. So ist es erklärlich, daß nicht immer eine der Berechnung entsprechende Reaktion eintritt, sondern daß Unregelmäßigkeiten auftreten. Im Prinzip ist der Erfolg jedoch gleich. Sowohl in der unteren als auch in der oberen Hälfte nimmt die Stärke der Wandverdickungen

der mechanischen Gewebe von der Mitte der Druckseite nach der Mitte der Zugseite zu. Die Hälften reagieren also wie zwei selbständige Teile.

III. Anschließende Beobachtungen.

a) Lichtwirkungen.

Da schon Wortmann (1887) berichtet, daß bei vertikaler Zwangslage und einseitiger Belichtung dieselben anatomischen Veränderungen auftreten wie bei horizontaler Zwangslage, und Ball (1904) diese Resultate bestätigte, so wurden auch unsrerseits Versuche in dieser Richtung angestellt. Bei vertikaler Zwangslage einseitig belichteter, positiv heliotropischer Sprosse wird die belichtete Flanke in der Ausbildung der Wandverdickungen der Kollenchym-, Bast- und Holzzellen gefördert, die Gegenseite aber gehemmt; dabei wird die Zellweite dieser Gewebselemente auf der belichteten Seite gewöhnlich kleiner, auf der Gegenseite aber größer als normal (Versuch 49, p. 357). Diese durch einseitige Belichtung hervorgerufene Reaktion hat mit der geotrophischen gemeinsam, daß sie nur bei Verhinderung der tropistischen Krümmung in den reaktionsfähigen Stellen auftritt, und daß die Veränderungen der Wanddicke und Zellgröße auf der Seite, die bei Ausführung der tropistischen Krümmung konkav wird, in einer Förderung der Wanddicke bei relativ geringerem Zellumen, und auf der Gegenseite in dem entsprechenden Gegenerfolge bestehen.

Wie einen Geotrophismus gibt es also auch einen Heliotrophismus, und es ist selbstverständlich, daß beim Zusammenwirken dieser beiden ein entsprechender Kombinationserfolg bewirkt werden muß.

Es entsprach dem auch der Erfolg, als ein horizontal gehaltenes Hypokotyl von *Ricinus communis* so belichtet wurde, daß nur die eine Flanke Licht erhielt, daß also die angestrebte positiv phototropische Reaktion senkrecht gegen die Ebene der angestrebten geotropischen Krümmung gerichtet war. Das Reaktionsmaximum trat auch hier in einer Resultante auf, die aber nicht in die Halbierungslinie der Angriffsrichtungen fiel, da beide Reize (ähnlich wie bei der Kombination von geo- und kamptotrophischem Reize) ungleich stark wirken. Auch bei antagonistischem Angriff von geo- und heliotrophischem Reize hätte nach dem, was wir bei derartigen Kombinationen von geo- und kamptotrophischem Reize erfahren haben, ein entsprechender Erfolg eintreten müssen. Der-

artige Versuche wurden zwar nicht angestellt, hätten sich aber leicht durch Beleuchtung horizontaler Objekte von unten her ausführen lassen.

Bei einem horizontal gehaltenen Objekte, dessen Oberseite ja im allgemeinen mehr Licht empfängt als die Unterseite, wird also der Heliotrophismus den Geotrophismus unterstützen und verstärken. Durch solche Beeinflussungen werden indessen die bei einfachen Wirkungen behandelten Versuchsresultate höchstens in quantitativer Hinsicht beeinflußt, aber dem Wesen nach nicht berührt. Es geht dies schon daraus hervor, daß die geotrophischen Erfolge auch im Gipsverbande, also auch bei Ausschluß einseitiger Belichtung, auftreten. Unter diesen Umständen (vgl. Versuch 7, p. 315) stellten sich ebenso die kamptotrophischen Reaktionserfolge ein, die ferner auch am Klinostaten, also auch bei Ausschluß einseitiger Belichtung, zustande kommen. Ein näheres Studium des Heliotrophismus habe ich nicht unternommen.

Übrigens wäre es denkbar, daß einige Versuchsresultate Balls (1904, p. 333, vgl. auch diese Arbeit, p. 334), die mit unseren Erfahrungen nicht harmonieren, durch das Dominieren von heliotrophischen Erfolgen verursacht wurden.

b) Versuche mit orthotropen Holzsprossen.

Bei den Versuchen mit krautigen Stengeln konnte nachgewiesen werden, daß nicht nur die Ausbildung der Wanddicke und Zellweite von Kollenchym- und Bastzellen geo- bezw. kamptotrophisch beeinflußt wird, sondern auch diejenige der Holzzellen; diese reagieren hierauf in gleicher Weise wie die Kollenchym- und Bastzellen. Auf der Konvex- bezw. Oberseite werden die Holzzellen kleiner, die Membranen dagegen stärker verdickt, auf der Konkav- resp. Unterseite werden die Zellen größer, dabei die Membranen weniger verdickt (vgl. zB. Fig. 10a und b, p. 292).

In dem horizontalen Teile der während der ganzen Vegetationsperiode in der Zwangslage gehaltenen Sprosse der *Euphorbia heterophylla* wurde der Holzkörper hypotroph, d. h. es wurden auf der Unterseite mehr Holzzellen neugebildet als auf der Oberseite. Dabei zeigten aber die Holzzellen der Oberseite starke, diejenigen der Unterseite schwache Membranverdickungen. *Abutilon Darwinii* reagierte nur in den bei Anstellung der Versuche noch nicht verholzten Teilen kampto- bezw. geotrophisch, in den älteren Teilen trat schon in 10 tägigen Versuchen Epitrophie des Holzes und der Rinde ein,

d. h. es wurden auf der Oberseite mehr Holzzellen, als auf der Unterseite gebildet; in der Rinde trat oberseits ein sekundärer Ring von Bastbündeln auf, dessen Bildung auf der Unterseite unterblieb. Es waren hier die Holzzellen der Oberseite größer, deren Zellwände wenig verdickt, die der Unterseite kleiner, die Wände stark verdickt, vgl. Fig. 20a und b; im Baste zeigten sich bezüglich der Wandverdickungen keine Differenzen.

Schon diese Versuche mit *Euphorbia heterophylla* und *Abutilon Darwinii* zeigen, daß bei dem sekundären Dickenwachstum und der Ausbildung der Exzentrizität des Holzringes andere Verhältnisse vorliegen, als bei der kampto-, geo- und heliotrophischen Reaktion, die wir bis jetzt behandelt haben. Beide Pflanzen reagieren unter denselben Bedingungen in Beziehung auf die Wanddicke und Zellgröße in den jüngeren, wachstumsfähigen Teilen gleich, in Beziehung auf die Ausbildung des Holzringes in den älteren Teilen ganz entgegengesetzt. Da auch ältere orthotrope Organe dieser Pflanzen radiär gebaut sind, so muß die bei horizontaler Lage auftretende Epi- bezw. Hypotrophie durch die Schwerkraft induziert werden. Ältere Sproßteile (verholzte Achsen mit sekundärem Dickenwachstum) von *Euphorbia heterophylla* reagieren also geohypotroph, solche von *Abutilon Darwinii* geoepitroph. Solche Beeinflussungen des sekundären Dickenwachstums durch äußere Einflüsse sind schon lange bekannt. Experimentelle Untersuchungen stellte schon Knight (1803 und 1811; eine Übersetzung dieser Arbeiten befindet sich bei Treviranus 1835) an. Er befestigte zB. junge Apfelbäumchen so, daß sie vom Winde nur in einer Richtung hin- und herbewegt werden konnten. Im Verlaufe längerer Zeiträume zeigten die bei Beginn der Versuche radiär gebauten Stämmchen einen ovalen Querschnitt, mit dem größten Durchmesser in der Richtung, in der die Biegungen erfolgen konnten. Nachdem De Candolle und Treviranus schon darauf hingewiesen hatten, daß auch in der Natur der Jahresring nicht immer allseitig gleichmäßig zur Entwicklung kommt, sondern daß derselbe häufig exzentrisch gebaut ist, stellte C. F. Schimper (1854) fest, daß dies eine allgemeine Erscheinung bei Seitenzweigen von Laub- und Nadelhölzern ist. Bei den Seitenzweigen der meisten Laubhölzer ist die Tätigkeit des Holz bildenden Kambiums in der Richtung aufwärts gefördert (Epinastie Schimpers), bei den Seitenzweigen der meisten Koniferen in der Richtung abwärts (Hyponastie Schimpers). Da die Ausdrücke Hyponastie und

Epinastie jedoch später für Erscheinungen andrer Art benutzt wurden und in diesem Sinne in die Literatur gelangten, brachte Wiesner (1889) für Epinastie den Ausdruck Epitrophie, für Hyponastie den Ausdruck Hypotrophie in Vorschlag. Nördlinger (1871) legte ganze Stämme horizontal und beobachtete, daß an die Stelle des bisher zentrischen Dickenwachstums exzentrische Ausbildung der Jahresringe trat, derart, daß bei Nadelhölzern die Gipfeltriebe hypotroph, bei der Eiche aber die Gipfeltriebe epitroph wurden. Wiesner (1896) berichtet von Versuchen, die Cieslar mit jungen Haupttrieben von Fichtenstämmchen anstellte. Es wurden die noch im Längenwachstum befindlichen Teile der Hauptachse horizontal gebogen und gezwungen, sich in dieser Zwangslage weiter zu entwickeln. Während sich im ersten Jahre kein oder nur ein unauffällig verstärktes exzentrisches Dickenwachstum der Unterseite zeigte, waren nach zwei Jahren bereits alle Unterseiten stärker als die Oberseiten entwickelt. Diese künstliche Hypotrophie brach am Beginn der Abbiegung nicht mit einem Male ab, sondern ging in dem noch vertikalen Teile des Sprosses in eine nach abwärts schwindende Heterotrophie über.

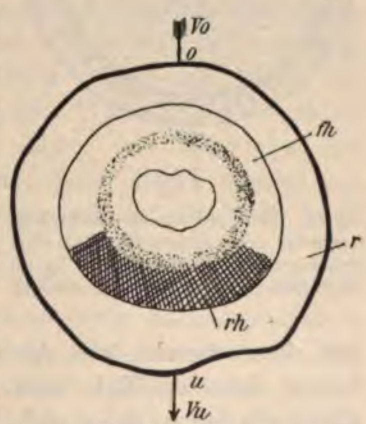


Fig. 14. *Pinus austriaca.* Halbschem. Querschn. aus der Mitte der Krümmungszone eines rechtw. gebog. Gipfeltriebes; Vgr. 6. Das Rotholz (*rh*) ist doppelt schraffiert; *r* Rinde, *fh* Frühzuwachs, *o* konvexe, *u* konkave Seite.

Diese Resultate von Nördlinger und Cieslar konnten durch folgende Versuche bestätigt werden. Der letztjährige Gipfeltrieb einer 25—30 jähr. *Pinus austriaca* wurde im März rechtwinklig gebogen und das obere Stück desselben bis Mitte Juli in horizontaler Zwangslage gehalten. Bei Beendigung der Versuche war schon in dem vertikal gebliebenen Sproßteile der Frühjahrszuwachs exzentrisch mit dem größten Durchmesser in der Flanke der konkaven Seite. In der Mitte der Krümmungszone war die Exzentrizität des neu gebildeten Holzringes bedeutend größer als vor und hinter dieser Stelle; es war die konkave Seite die geförderte. Im oberen, horizontalen Teile wurde der Sproß stark hypotroph. Überall war auf der geförderten Seite der Neuzuwachs als Rotholz ausgebildet. Vgl. die halbschematische Figur 14.

Umgekehrt wie dieser Gipfeltrieb verhielt sich ein ebenfalls radiär gebauter, zweijähriger, vertikaler Sproß von *Tilia parvifolia.* Auch hier trat schon unterhalb der Krümmungsstelle Exzentrizität des Neuzuwachses ein, jedoch mit Förderung auf der Flanke der konvexen Seite. In der Krümmungszone und im horizontalen Teile war die Konvex- resp. die Oberseite gegenüber der Konkav- resp. der Unterseite stark gefördert. Diese Epitrophie des Holzes ist von einer Epitrophie der Rinde begleitet. Vgl. die nebenstehende, halbschematische Figur 15.

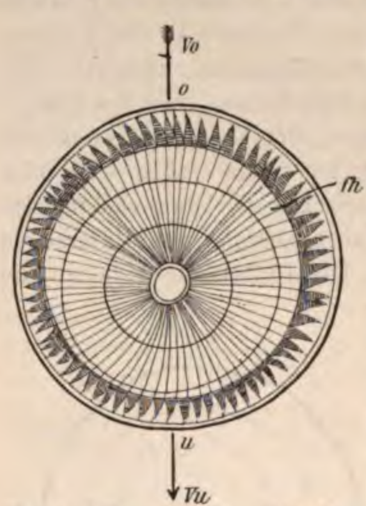


Fig. 15. *Tilia parvifolia.* Halbschem. Querschn. aus d. horizontalen Teile eines rechtw. gebog. vertikalen Triebes. Vgr. 6. *fh* Frühholz, *o* Oberseite, *u* Unterseite.

Leider erstrecken sich diese Versuche nur auf die Zeit des Frühjahrszuwachses einer Vegetationsperiode, sodaß zB. bei *Fagus silvatica,* Apfelbäumen und anderen Hölzern, mit denen auch derartige Versuche angestellt wurden, keine deutlichen Erfolge eintraten. Auch Versuche mit rechtwinkliger Auf- oder Abwärtskrümmung plagiotroper Holzsprosse, sowie mit verschiedener Orientierung der Flanken derselben zum Muttersprosse, sind noch nicht abgeschlossen.

Auf rein mechanische Spannungsverhältnisse, wie das Detlefsen (1881) und andere Forscher annahmen, läßt sich diese verschiedene Ausbildung des Holzringes nicht zurückführen; denn die Epi- bezw. Hypotrophie tritt bei *Abutilon* bezw. *Euphorbia* auch dann auf, wenn die Eigenschwere der Organe durch Horizontalzug kompensiert wird; außerdem ist bei obigen Versuchen das eine Mal die konvexe, das andere Mal die konkave Seite gefördert. Daß aber auch Spannungen zur Ausbildung der Exzentrizität der Jahresringe beitragen können, geht schon aus den p. 300 angeführten Versuchen von Knight hervor. Hierfür ist ein weiterer Beleg der Umstand, daß einerseits im vertikal gebliebenen Teile gekrümmter Holzsprosse auch exzentrisches Wachstum eintritt, und daß andrerseits die Exzentrizität der Jahresringe in der Krümmungszone größer ist als im horizontalen Teile. Im horizontalen Teile kommen Spannungen weniger in Betracht, denn das Eigengewicht der Sprosse wurde durch die Zwangslage aufgehoben.

Hier muß die veränderte Lage zur Vertikalen die Wachstumsänderungen induzieren. Daß die Sprosse beider Typen auf die gleichen äußeren Einflüsse ganz entgegengesetzt reagieren, zwingt uns zu der Annahme, daß die Fähigkeit zum exzentrischen Dickenwachstum spezifisch ausgebildet ist, daß bei Nadelhölzern die Fähigkeit hypotroph, bei gewissen Laubhölzern die Fähigkeit epitroph zu reagieren erblich fixiert ist. Epitrophie und Hypotrophie können durch Spannungen und Änderungen der normalen Schwerkraftslage ausgelöst werden. Wie verschiedene Autoren gezeigt haben, gibt es aber auch noch eine Reihe anderer Ursachen. Kny (1882) führt unter anderen auch folgende Faktoren an: Feuchtigkeit, Verteilung der Belaubung und Zufuhr plastischen Materials; Wiesner (1892, p. 608) zeigte den Einfluß der Lage der Organe zum Muttersprosse; er fand ferner bei rechtwinkliger Aufkrümmung der Seitenzweige der Tanne in dem vertikal gerichteten Teile derselben die von der Mutterachse abgewandte Seite gefördert (1895, p. 486). Die Exzentrizität kann also auch autogenen Ursachen entspringen (vgl. auch Büsgen, 1897). Massart (1902) berichtet über eine negative Phototrophie bei verschiedenen Arten von *Ficus*, besonders bei *Ficus repens*. Die an den Wänden der Gewächshäuser wachsenden Pflanzen zeigten immer den Holzkörper auf der vom Lichte abgewandten Flanke gefördert. Durch verschiedene Orientierung der Lichtquelle wurde dann gefunden, daß das Licht die betreffende Exzentrizität veranlaßt.

Da nun diese Faktoren in der Natur nicht alle gleichsinnig und in gleichem Maße wirken, so müssen auch dementsprechende Kombinationswirkungen auftreten. Meist tritt jedoch ein Faktor, und somit auch der entsprechende Reaktionserfolg, so sehr in den Vordergrund, daß die Mitwirkung anderer Agentien kaum festzustellen ist. Daß aber auch sehr komplizierte Korrelativwirkungen eintreten können, konnte zB. bei dem ausgezeichnet heterotrophen *Viscum album* konstatiert werden. Obwohl zahlreiche Messungen an Exemplaren, die auf Apfelbäumen gewachsen waren, angestellt wurden, konnte weder an den primären Achsen, noch an deren Verzweigungen eine gesetzmäßige Orientierung des größeren Querdurchmessers, sowohl zur Vertikalen, als auch zur Horizontalen, als auch zum Muttersprosse, nachgewiesen werden; die jüngeren Zweige waren vorwiegend hypotroph, wobei der größere Querdurchmesser einen kleinen Winkel mit der Vertikallinie bildete.

Kurze Zusammenfassung der Resultate.

I. Einfache Wirkungen.

Wir verstehen unter Kamptotrophismus, vgl. p. 280, den Reaktionserfolg, der bei einer gewaltsamen Krümmung in jungen, wachstumsfähigen Krautsprossen eintritt und sich in unseren Fällen in einer Veränderung der Ausbildung der Wandverdickungen und der Zellweite der Gewebe äußert, derart, daß die Kollenchym-, Bast- und Holzzellen der konvexen Seite stärkere Membranverdickungen und gewöhnlich geringere Zellweite, diejenigen der konkaven Seite geringere Membranverdickungen und relativ größere Zellweite erhalten, als die gleichalterigen, normal gewachsenen Sprosse.

Analog bezeichnen wir mit Geotrophismus den Reaktionserfolg, der bei horizontaler Zwangslage in solchen orthotropen krautigen Organen auftritt, deren mechanische Gewebe noch nicht die definitive Ausbildung erreicht haben; das Wesen des Geotrophismus besteht darin, daß im Vergleich zum gleichalterigen Normalsprosse die Kollenchym-, Bast- und Holzzellen der Oberseite stärkere Membranverdickungen und meist geringere Zellweite, diejenigen der Unterseite dagegen geringere Membranverdickungen und relativ größere Zellweite erhalten, p. 280. — Der Kamptotrophismus kann nur auf Spannungen beruhen; denn Spannungsveränderungen sind die einzigen uns wahrnehmbaren Veränderungen in den Lebensbedingungen, die durch die gewaltsame Krümmung induziert werden; sodann klingt auch die Reaktion mit den Spannungen vor und hinter der Krümmungsstelle aus.

Einfacher Zug ist, wie bekannt, in der Normallage der Organe ohne Einfluß auf die Ausbildung der Gewebe; einfacher Druck könnte, wie wir zeigen (Versuch 18, p. 327), eventuell die Ausbildung der Wandverdickungen hemmen und auch die Größe der Zellen beeinflussen; doch wäre dadurch nicht die Beschleunigung der Ausbildung der Wandverdickungen in der konvexen Seite erklärt. Wir müssen daher annehmen, daß beim Zustandekommen der Reaktion beide Spannungen (Zugspannung wie Druckspannung) beteiligt sind; in welcher Weise, wissen wir nicht (vgl. p. 283ff.).

Geotrophismus tritt in den geotropisch reaktionsfähigen Stellen horizontal gelegter Organe nur dann ein, wenn das Organ an der Aufkrümmung verhindert wird; durch die angestrebte geotropische Reaktion werden die gleichen Spannungen induziert, wie

bei gewaltsamer Krümmung, diesen Spannungen entsprechen auch die Reaktionserfolge (vgl. p. 283). Spannungen sind aber nicht die einzigen Ursachen; denn die geotrophische Reaktion tritt auch in Sproßteilen auf, in denen sich Spannungen in beträchtlichem Maße nicht nachweisen lassen (p. 284). Sie trat bei *Ricinus communis* auch unter Spannungsverhältnissen auf, die den bei horizontaler Zwangslage entstehenden entgegengesetzt waren (vgl. Versuch 30, p. 343, auch p. 295).

Im Gipsverbande unterbleibt aus mechanischen Gründen der Teil der Reaktion, der sich in einer Veränderung der Zellgröße äußert; es treten aber die Differenzen in der Wandstärke der Zellen auf (vgl. Versuch 7, p. 315, auch p. 286).

Wir müssen daher annehmen, daß die Schwerkraft nicht nur dadurch wirkt, daß sie Wachstumsänderungen und dadurch Spannungen hervorruft (geotropische Wirkung), sondern es müssen auch noch spezifisch trophische Reize wirken. In letzter Instanz freilich können für alle Fälle von Geotrophismus dieselben Faktoren ursächlich sein, die in geotropisch reaktionsfähigen Stellen zur geotropischen Reaktion führen; denn diese nächsten Auslösungen können auch sehr wohl in den nicht mehr krümmungsfähigen Teilen bestehen (vgl. p. 286).

Zum näheren Studium der Perzeption des geotrophischen Reizes wurde die abwechselnde Reizung gegenüberliegender Seiten horizontal gelegter Objekte angewandt.

Versuche mit abwechselnder Wendung einer Seite nach auf- und abwärts führten bei gleichen Expositionszeiten (2, 24, 48 Stunden) zu keinen Veränderungen in der Wanddicke der Gewebe (Versuch 8, 10, 11, p. 320—322). Bei 24-, sowie 48 stündiger Expositionszeit wurden die Zellen des Rindengewebes auf Ober- und Unterseite großlumiger, als auf den Flanken (p. 322).

Die Reaktionszeit, d. h. die Zeit zwischen Beginn der Reizung und dem ersten sichtbaren geotrophischen Erfolge dauert bei *Ricinus communis* und *Phaseolus multiflorus* ungefähr 3 Tage, bei *Abutilon Darwinii* scheint dieselbe erheblich kürzer zu sein (vgl. p. 288 u. 332, sowie p. 337).

Der geotrophische Reaktionserfolg wird mit der Zeit nicht, oder doch nur in bestimmtem Maße, wieder ausgeglichen (vgl. p. 288).

Reaktionsfähigkeit besitzen alle Organe, deren mechanische Gewebe noch zu Veränderungen der Zellgröße und der Membrandicke fähig sind (vgl. p. 288).

II. Kombinierte Wirkungen.

Bei gleichsinniger Wirkung von geo- und kamptotrophischem Reize tritt eine Summation der Erfolge ein (*Ricinus communis, Euphorbia heterophylla, Abutilon Darwinii).* Es wird daher zB. bei rechtwinkliger Krümmung des vertikalen Sprosses in der Krümmungszone der Erfolg stärker als im horizontalen Teile, und dann treten auch als Wirkung der gewaltsamen Krümmung im vertikalen Teile anatomische Veränderungen auf (Vgl. p. 291).

Bei antagonistischer Wirkung beider Faktoren überwiegt in den angestellten Versuchen ein Reiz den anderen so sehr, daß die opponierte Reizwirkung nicht oder nur wenig bemerkbar wird (vgl. Versuch 30—39, p. 343—349). Ebenso fällt bei rechtwinkligem Angriff beider Reize die resultierende Reaktion nicht in die Halbierungslinie, sondern ist immer nach der Angriffsrichtung des bei antagonistischem Angriff überwiegenden Reizes verschoben (vgl. p. 296, Versuch 40—42, p. 349—352). Es tritt in diesen Fällen bei *Ricinus communis* der geotrophische, bei *Abutilon Darwinii* und *Euphorbia heterophylla* der kamptotrophische Reaktionserfolg in den Vordergrund.

Bei rechtwinkliger Krümmung und horizontaler Zwangslage längs gespaltener Objekte reagieren die Hälften geo- bezw. kamptotroph, d. h. sie verhalten sich diesen Einflüssen gegenüber wie ungespaltene Objekte (vgl. p. 296f. und Versuch 46—48, p. 354ff.).

III. Anschließende Beobachtungen.

Werden positiv heliotropische Organe in vertikaler Stellung festgehalten und einseitig belichtet, so tritt eine der geotrophischen analoge Reaktion ein (Versuch 49, p. 357). In beiden Fällen tritt die Förderung der Wanddicke und die Verminderung der Zellweite auf derjenigen Seite ein, die bei Ausführung der tropistischen Krümmung konkav wird. Wie einen Geotrophismus gibt es also auch einen Heliotrophismus, und es ist selbstverständlich, daß beim Zusammenwirken beider ein entsprechender Kombinationserfolg eintritt. Dem entsprach auch der Erfolg bei horizontaler Zwangslage, verbunden mit seitlicher Belichtung (vgl. Versuch 50, p. 358, vgl. auch p. 299).

Bei dem exzentrischen Dickenwachstum der Seitenäste von Laub- und Nadelhölzern (Epi- bezw. Hypotrophie Wiesners)

kommen besondere Reizerfolge in Betracht. Dies geht schon aus Versuchen mit Sprossen von *Euphorbia heterophylla* und *Abutilon Darwinii* bei horizontaler Zwangslage hervor. In 10-wöchentlichen Versuchen trat bei *Euphorbia heterophylla* neben der geotrophischen Reaktion auf der Unterseite eine lebhaftere Tätigkeit des Kambiums ein (Hypotrophie Wiesners, Versuch 3, p. 311, auch p. 299); bei *Abutilon Darwinii* wurde schon in 10 tägigen Versuchen in denjenigen Sproßteilen, die bei Anstellung der Versuche schon verholzt waren, Differenzen in der kambialen Tätigkeit gefunden. Die geotrophische Reaktion trat hier nur in den jüngeren Sproßteilen auf; in den älteren Teilen wurden auf der Oberseite sekundäre Bastbündel und mehr Holzzellen mit schwach verdickten Membranen gebildet; auf der Unterseite unterblieb die Ausbildung sekundärer Bastbündel, es wurden wenige aber stark verdickte Holzzellen gebildet (Vers. 4, p. 312, vgl. auch p. 299). Exzentrisches Dickenwachstum kann auch, wie schon bekannt, durch gewaltsame Krümmung, verbunden mit horizontaler Lage des oberen Sproßteiles, in bisher radiär gebauten Sprossen induziert werden; *Pinus austriaca* reagiert hypotroph (vgl. p. 301), *Tilia parvifolia* reagiert epitroph (vgl. p. 302) in Holz und Rinde.

Daß es auch andere Ursachen für Heterotrophien gibt, haben u. a. Wiesner (1892, 1895), Büsgen (1897), Massart (1902) gezeigt (vgl. p. 303).

B. Experimentelle Belege.

I. Einfache Wirkungen.

1. Horizontale Zwangslage.

Methodik. Aus den Versuchen von Vöchting (1902), Wiedersheim (1902, zitiert nach Ball, p. 307), Ball (1904) und Keller (1904) hat sich ergeben, daß allseitig gleichmäßig wirkender Längszug ohne Einfluß auf die Ausbildung und Festigkeit der mechanischen Gewebe ist, daß also die entgegengesetzten Behauptungen Heglers irrig sind.

Es wurde daher bei allen angestellten Versuchen die Lage, die das Organ einnehmen sollte, durch Zug erreicht und hierbei keine Rücksicht auf die Größe des Gewichtes genommen, sondern immer soweit belastet, daß die Organe gezwungen waren, in der gewünschten Richtung zu bleiben.

Sollten die Objekte in horizontaler Zwangslage gehalten werden (siehe Fig. 16), so wurde bei Hypokotylen dicht unter den Kotyledonen, bei andern Sprossen an den Nodien oder wo sich sonst ein fester Halt bot, die von Ball (1904, p. 309) beschriebene Lederschlinge (*l*) angebracht. Sodann wurden die Töpfe, in welche die Objekte eingepflanzt waren, mit Gaze zugebunden und so in eine Anhäufung von Sand (*s*) gesteckt oder an einem horizontal gelegten Stative befestigt (vgl. Fig. 23), daß die Organe sich in horizontaler Lage befanden. Es wurde dann in gleicher Höhe der Objekte in einem der Länge derselben entsprechenden Abstande von 30—75 cm eine Metallrolle (*r*) befestigt, über welche der Zugfaden geleitet wurde. Bei ganzen Versuchsreihen erwies es sich als vorteilhaft, anstatt der Metallrollen Glasröhren oder -stäbe zu benutzen, die rechtwinklig zu den Objekten in horizontaler Lage angebracht wurden. Zur Belastung dienten neben Bleikugeln und Bleistücken auch kleine Leinwandsäcke *sd*, die beliebig mit Sand angefüllt werden konnten. Sollten die Leinwandsäckchen in feuchten Räumen zur Anwendung kommen, so wurden sie vorher mit Öl getränkt oder nach der Füllung mit Sand in heißes Paraffin getaucht.



Fig. 16. Anordnung bei horizontaler Zwangslage; *S* Sandhaufen, *l* Lederschlinge, *r* Rolle, *Sd* Sandsack.

Versuch 1.

Ricinus communis. Versuchsdauer 14 Tage. An der Austrittsstelle des Hypokotyls aus dem Boden sind die Bastzellen auf der Oberseite der horizontal gehaltenen Objekte in weniger Zellen als beim gleichalterigen normalen Hypokotyl, jedoch stärker als in diesem, verdickt; auf der Unterseite geben dieselben mit schwefelsaurem Anilin zwar Reaktion, doch sind die Verdickungen minimal. Das Parenchym der Rinde ist auf der Unterseite großlumiger, die Zellen sind nicht längsgestreckt. Die Breite der Rinde auf der Oberseite verhält sich zu der auf der Unterseite wie 4,5 : 7,1. Dieser Unterschied nimmt gegen die Spitze hin zunächst etwas ab (3 cm weiter oberhalb 4,4 : 6,5), während die übrigen Differenzen sich verschärfen.

Kollenchym und Parenchym werden auf der Oberseite kleinzelliger, der Bast wird stärker verdickt, auf der Unterseite hin-

gegen weit großlumiger, unverdickt, die Zahl der Bastzellen größer. 4 cm weiter oberhalb (7 cm vom Grunde entfernt) verhält sich der Rindendurchmesser der Oberseite zu dem der Unterseite wie 3,4 : 7,0; in weiteren Abständen von 2 cm ergeben sich folgende Verhältniszahlen 3,6 : 8,4; 3,1 : 11,4; 3,2 : 9,7; 3,0 : 7,0. Die Größe der Kollenchym- und Parenchymzellen der Unterseite nimmt nach der Stelle der größten geotropischen Reaktionsfähigkeit zu; die Zellen sind langgestreckt mit dem größten Durchmesser in der Richtung des Radius des Hypokotylquerschnittes; wie aus vorstehenden Zahlen zu ersehen ist, nehmen diese Wucherungen nach den Kotyledonen zu wieder ab. Gegenüber normal gewachsenen Hypokotylen blieben in zwei Versuchen die Verdickungen im Baste in der geotropisch reaktionsfähigsten Stelle und in dem Stücke, das zwischen ihr und den Kotyledonen liegt, etwas zurück. Dagegen ist in diesem Teile das Kollenchym, das ja auch normalerweise nach den Kotyledonen zu an Dicke zunimmt, auf der Oberseite weit über normal ausgebildet, während die Ausbildung desselben auf der Unterseite ganz unterbleibt. Eine Vermehrung der Zellen des Gewebes der Unterseite konnte in keinem Falle festgestellt werden. Die großen Differenzen in der Ausdehnung der Gewebe sind dagegen schon äußerlich sichtbar, Fig. 1a, p. 274. Das Organ beginnt 5—8 cm unterhalb der Kotyledonen anzuschwellen, die Unterseite wird runzelig, sie wird chlorophyllärmer — was auch im Querschnitt festgestellt werden konnte —, und oft zieht sich an dieser Seite ein breiter Wulst von großen Parenchymzellen hin, sodaß der Querschnitt manchmal ein abgerundetes, gleichseitiges Dreieck darstellt, vgl. Fig. 1b, p. 275.

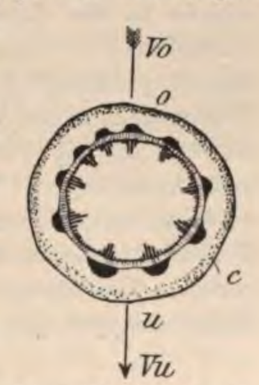


Fig. 17. Halbschem. Querschn. aus der Mitte eines 3 Wochen in horizontaler Zwangslage gehaltenen Hypokotyls von *Ricinus communis*. Vgr. 10; o Oberseite, u Unterseite, c Kollenchym.

Von einem gleichen Versuche, der jedoch erst nach 3 Wochen beendigt wurde, gibt Fig. 17 einen halbschematischen Querschnitt aus der Mitte des Hypokotyles. Man sieht schon bei dieser geringen Vergrößerung die verschiedene Ausbildung des Kollenchyms und die verschiedene Ausdehnung der Bastbündel; es kommt in dieser wie in den übrigen halbschematischen Figuren die Wanddicke der Bast- und Holzzellen nicht zum Ausdruck. Bezüglich der Ausbildung der Wandverdickungen der Bast-

zellen in horizontal gehaltenen Objekten verweise ich auf die Figuren am Schlusse der Ballschen Arbeit (1904).

Aus der geotropisch reaktionsfähigsten Zone derselben Versuchspflanze ist Fig. 1b, p. 275, genommen, die die Wucherungen in Kollenchym- und Rindenparenchym der Unterseite, sowie die verschiedene Ausdehnung der Bastbündel zum Ausdruck bringen soll; die verschiedene Wanddicke der Kollenchymzellen ist in Fig. 2a und b, p. 275, die aus demselben Querschnitte sind, zu sehen.

Versuche von noch längerer Dauer zeigen Analogien in den anatomischen Veränderungen des Holzes mit denen des Bastes. Diese Differenzen in der Ausbildung der Gewebe blieben auch in den Versuchen bestehen, die 10 Wochen lang dauerten.

Fig. 3a und b, p. 276, gibt Querschnitte durch die Holzzellen der Mitte eines 10 Wochen lang in horizontaler Zwangslage gehaltenen Hypokotyls von *Ricinus communis.*

Verglichen mit normal gewachsenen, gleichalterigen Hypokotylen zeigen diese Objekte, daß die Wandverdickungen der mechanischen Elemente der Oberseite die normal entstehenden Wandverdickungen zuerst überflügeln. Mit der Zeit jedoch werden die Differenzen in der Ausbildung geringer, doch konnten auch in 10 wöchigen Versuchen, wenn teilweise auch geringe, so doch deutliche Unterschiede in der Ausbildung des Bastes konstatiert werden; die Bastzellen der Versuchspflanzen waren immer stärker verdickt, als diejenigen normal gewachsener Pflanzen. Noch stärker blieben die Unterschiede in der Ausbildung des Kollenchyms. Die mechanischen Gewebe der Unterseite beginnen durchschnittlich erst 3 Wochen nach Anstellung der Versuche in der Anlage der Wandverdickungen gefördert zu werden. Dieselben blieben auch in den 10 wöchigen Versuchen bedeutend hinter denen normal gewachsener Hypokotyle zurück. Die Gesamtentwicklung der in horizontaler Zwangslage gehaltenen Hypokotyle bleibt hinter der normalen Entwicklung zurück.

Versuch 2.

Phaseolus multiflorus. Versuche von 14 tägiger, 3-, 4- und 10 wöchiger Dauer.

Die Versuche führten zu demselben Ergebnis wie bei *Ricinus communis.* Auch hier ist in dem geotropisch reaktionsfähigsten Teile des Epikotyls ein Stück von 6—10 cm Länge schon äußerlich durch eine Anschwellung der Gewebe der Unterseite kenntlich.

Diese Anschwellungen sind oft sehr beträchlich und erweisen sich als bedingt durch eine Vergrößerung des Lumens der Kollenchym- und Parenchymzellen der Rinde. Auch hier werden die Unterschiede im Laufe der Zeit nicht ausgeglichen, wie Versuche, die drei Monate dauerten, erweisen.

Versuch 3.

Euphorbia heterophylla. Versuchsdauer 14 und 25 Tage. Es wurden zu diesen Versuchen Pflanzen verwendet, die im Mai aus dem freien Lande in kleine Töpfe versetzt waren, welche sie bei Anstellung der Versuche vollkommen durchwurzelt hatten.

Beschreibung des Versuchs von 25 tägiger Dauer: In dem unteren Teile des Sprosses, der sich bei horizontal gelegten Vergleichspflanzen nicht mehr geotropisch aufrichtet, zeigen sich nach 25 Tagen Differenzen in den Verdickungen der Wände der Bast- und Holzzellen, derart, daß auf der Oberseite die Bastzellen stärker verdickt sind, als auf der Unterseite, und daß die Holzzellen auf letzterer keine Verdickungsschichten zeigen, die auf der Oberseite das Lumen der Holzzellen fast verschwinden machen. In dem geotropisch noch reaktionsfähigen Teile des Sprosses beginnt das Kollenchym, noch mehr aber das Parenchym der Unterseite, eine größere Ausdehnung anzunehmen, ohne daß jedoch die Zellen dieser Gewebe zahlreicher würden. Obenstehende Fig. 18 zeigt die verschiedene Ausdehnung der Gewebe an dieser Stelle. Die Zellen des Parenchyms und Kollenchyms der Unterseite erreichen hier den 4—5 fachen Durchmesser derjenigen der Oberseite, vgl. Fig. 6, p. 278. Die Bastzellen geben auf der Unterseite mit schwefelsaurem Anilin keine Reaktion und sind bedeutend größer an Ausdehnung, als auf der Oberseite, vgl. Fig. 7a und b, p. 279. Auf letzterer sind Kollenchym- und Bastzellen kleinlumiger als normal, sehr stark verdickt, und zwischen beiden ist ein kontinuierliches Band von Sklerenchymzellen ausgebildet. Diese Wucherungen der Unterseite sind schon makroskopisch sichtbar, sie lagern ihr wulstförmig auf, sind aber nicht so stark gerunzelt wie bei *Ricinus communis.*

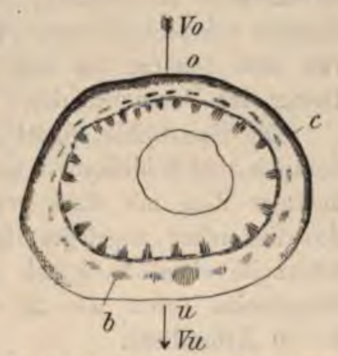


Fig. 18. *Euphorbia heterophylla.* Halbschem. Querschn. aus der geotr. reaktionsfähigen Zone eines 25 Tage in horizontaler Lage gehaltenen Sprosses. Vgr. 10. *o* Oberseite; *u* Unterseite; *c* Kollenchym; *b* Bastbündel.

Versuch 4.

Abutilon Darwinii. Dauer der Versuche 13 und 19 Tage. Zu diesen wie zu allen Versuchen mit *Abutilon Darwinii* wurden Stecklinge benuzt, die bei Anstellung der Versuche die Töpfe vollständig durchwurzelt hatten und eben neue Triebe bildeten.

Bei allen in horizontaler Lage befindlichen älteren Sproßstücken, auch bei solchen, die in den jüngeren Teilen gewaltsam nach den verschiedensten Richtungen gebogen wurden, tritt Epitrophie des Holzes und der Rinde ein. Fig. 5, p. 278, gibt halbschematisch einen Querschnitt aus dem älteren Teile eines 19 Tage lang in horizontaler Lage gehaltenen Sprosses. Die Figur soll die verschiedene Ausdehnung und die quantitativen Unterschiede der Gewebe veranschaulichen. Der äußere Holzring *h* hebt sich deutlich von dem inneren ab und stellt den Holzzuwachs während der Dauer des Versuches dar.

Die Epitrophie äußert sich folgendermaßen: Im Holzring sind deutlich zwei Schichten zu unterscheiden, ein innerer, allseitig gleichmäßiger Ring mit stark verdickten Zellen — das vor Anstellung des Versuches angelegte Holz — und ein äußerer, der auf der Oberseite einen 3—5 fach größeren Durchmesser hat als auf der Gegenseite (oben 15—25 tangentiale Zellreihen, unterseits nur 5—10 Zellreihen).

Die Zellen der Unterseite sind stark verdickt und haben den größten Durchmesser tangential gestellt; bei denen der Oberseite ist er radial angeordnet. Auf der Oberseite ist das Lumen der Holzzellen bedeutend größer, die Verholzungsreaktion mit schwefelsaurem Anilin nur in den inneren, an den älteren Holzring angrenzenden 5—10 Zellreihen deutlich sichtbar. Das Kollenchym zeigt in diesen Teilen auf Ober- und Unterseite keine Differenzen der Ausbildung, und auch die Zellen der an dasselbe angrenzenden Bastbündel sind allseitig gleichmäßig verdickt, das Lumen ist nach Aufhellen der Schnitte mit Kalilauge auf ein Pünktchen reduziert. Der Jungzuwachs ist auf der Oberseite breiter an Zellenzahl und Ausdehnung als auf der Unterseite und erzeugt nach außen hin einen zweiten Ring von Bastbündeln, deren Zellen stark verdickt sind; auf der Unterseite unterbleibt die Bildung dieser Bastbündel. Man vergleiche hier auch die aus dem Querschnitt, den Fig. 5, p. 278, halbschematisch wiedergibt, genommenen Figuren 19a und b und 20a und b. In Fig. 19 sind die Differenzen in der Ausbildung

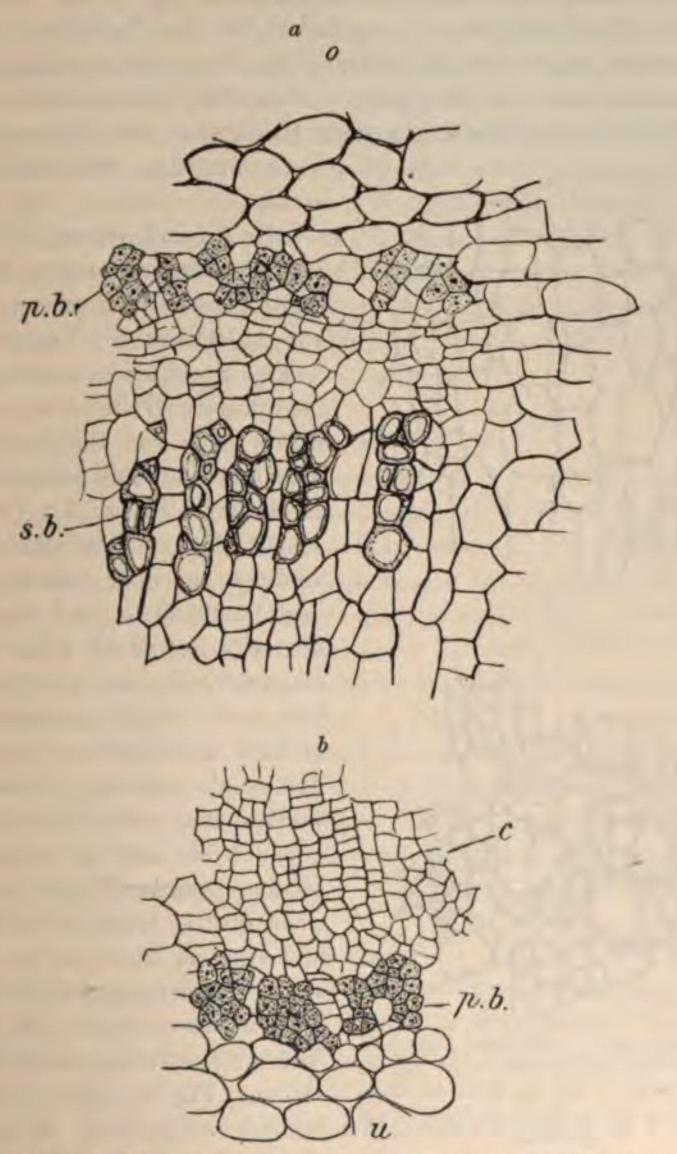


Fig. 19a und b. *Abutilon Darwinii.* Stücke der Bastbelege aus Figur 5. Vgr. 400. Fig. 19a aus der Mitte der Oberseite *o* genommen, *pb* primäre Bastbündel, *sb* sekundäre Bastbündel. Fig. 19b aus der Mitte der Unterseite *u* genommen, *pb* primäre Bastbündel, es unterbleibt hier die Ausbildung sekundärer Bastbündel.

gerade Linie bildete. Sollten die Objekte um 180° gedreht werden, so wurde bei *k* die Schraube gelockert und Stativ *b* solange gedreht, bis der Zeiger *f* wieder eine gerade Linie mit *g* bildete.

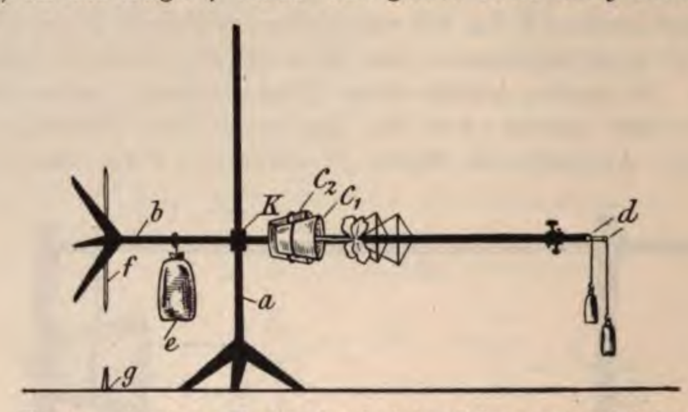


Fig. 24. Anordnung II der abwechselnden Reizung antagonistischer Flanken durch Umdrehen mit freier Hand. *a* u. *b* Stative, *K* Halter, *d* Glasröhrchen, *e* Äquilibriergewicht, *f*, *g* Zeiger.

Bei allen diesen Versuchen geschah das Befeuchten der Topferde durch Löcher, die in den Töpfen seitlich angebracht waren und sonst mit Kork verschlossen wurden.

a) Mit dem intermittierenden Klinostaten ausgeführt.

Versuch 8.

Ricinus communis. Die Versuchspflanzen besaßen junge, kräftige Hypokotyle. Es erfolgte alle 2 Stunden 5 Minuten eine Auslösung und Drehung der Objekte um 180°. Versuchsdauer 26 Tage. Schnitte wurden vom Grunde der Hypokotyle bis zu deren Kotyledonen in Abständen von 2 cm hergestellt. Die Ausbildung der Gewebe ist gleich der in normal gewachsenen Hypokotylen. Das Gesamtwachstum in Länge und Zellwanddicke ist etwas verlangsamt. Bei einem Versuchsexemplare waren auf dem Querschnitt die Bastbündel auf beiden intermittierend gereizten Seiten ausgedehnter an Fläche als auf den Flanken.

Versuch 9.

Ricinus communis. Stellt man am intermittierenden Klinostaten die Zeitscheiben so, daß alle 2 Stunden 5 Minuten eine Auslösung erfolgt, die Stellungsscheiben aber so, daß die erfolgte

Umdrehung einmal 270° beträgt, das andere Mal nur 90°, so werden die Seiten des Hypokotyls ungleichmäßig gereizt; denn die vertikale Medianebene des Sprosses wird bei der Drehung um 90° nur um diesen Winkel gegen das Lot gedreht, bei der folgenden Umdrehung um 270° aber wieder in die Ausgangslage zurückgeführt.

In allen vom Grunde der Hypokotyle bis zu deren Spitze in Abständen von 1 cm hergestellten Querschnitten waren die Wände der Kollenchym- und Bastzellen eines Quadranten übernormal stark verdickt. Es war dies der Quadrant, der sich bei der Ausgangslage links von der oberen Hälfte der vertikalen Medianebene des Organes befand, der durch die Rechtsdrehung um 90° auf deren rechte Seite übergeführt wurde und bei der folgenden Auslösung in die Ausgangslage links von der oberen Hälfte der Medianebene zurückkehrte, der also bei den aufeinander folgenden Auslösungen nur seine Lage zwischen rechts und links der oberen Hälfte der vertikalen Medianebene wechselte.

Die Wandverdickungen in diesen Geweben nahmen nach den Flanken dieses Quadranten nicht gleichmäßig ab, sondern brachen auf den Schenkeln desselben plötzlich ab. In dem übrigen Teile des Querschnittes waren die mechanischen Elemente minimal verdickt. Der Versuch mußte leider nach 10 Tagen abgebrochen werden, sodaß bei Beendigung desselben noch kein Holz gebildet war.

b) Mit freier Hand ausgeführt.

Versuch 10.

Ricinus communis. Die Versuchsanordnung ist bei der Methodik dieses Abschnittes beschrieben, vgl. p. 319. Es erfolgte jeden Morgen um 7 Uhr eine Umdrehung um 180°; Versuchsdauer 1 Monat (Februar).

Die Ausbildung der mechanischen Gewebe ist am Grunde der Hypokotyle auf allen Seiten gleich. In der geotropisch reaktionsfähigen Zone treten auf den beiden intermittierend gereizten Seiten Wucherungen im Parenchym auf, die jedoch bei weitem nicht die Größe derjenigen der Objekte, welche dauernd in horizontaler Zwangslage gehalten wurden, erreichen. An dieser Stelle werden auch die Bastzellen sehr großlumig, jedoch sind die Zellwandungen auf allen Seiten gleichmäßig verdickt.

Versuch 11.

Phaseolus multiflorus. Anordnung wie im vorhergehenden Versuche. Die Pflanzen wurden während 3 Wochen alle 2 Tage um 180° gedreht. Von den 10 Versuchspflanzen hatten 7 nach Beendigung des Versuches einen unteren Durchmesser (gemessen an der Austrittsstelle aus dem Boden) in der Richtung der Verbindungslinie der Epikotylblätter von durchschnittlich 3,9 mm, senkrecht zur Richtung der Epikotylblätter einen solchen von durchschnittlich 3,5 mm. Bei 3 Exemplaren war der umgekehrte Fall eingetreten: Durchmesser in der Richtung der Epikotylblätter durchschnittlich 3,1 mm; Durchmesser senkrecht zur Richtung der Epikotylblätter durchschnittlich 3,2 mm. Der obere Durchmesser (gemessen 1 cm unterhalb der Epikotylblätter) betrug bei 8 von den 10 Versuchspflanzen in der Richtung der Epikotylblätter 4,3 mm, senkrecht hierzu durchschnittlich 3,4 mm. Bei den übrigen zwei Exemplaren war der Durchmesser senkrecht zu den Epikotylblättern größer (4,4 mm) als der in der Richtung derselben (4,3 mm).

Bei den 21 gemessenen Kontrollpflanzen war der untere Durchmesser in der Richtung der Epikotylblätter im Durchschnitt 4,2 mm, senkrecht zu diesen 3,85 mm; der obere Durchmesser in der Richtung der Epikotylblätter 4,1 mm, senkrecht hierzu 3,6 mm. Der Durchmesser hat also in den Versuchspflanzen zugenommen. Der untere Durchmesser normal gewachsener Epikotyle verhält sich zu dem der Versuchspflanzen wie $\frac{4,2}{3,85} : \frac{3,9}{3,5}$, der obere wie $\frac{4,1}{3,6} : \frac{4,3}{3,4}$.

Veränderungen in der Zellwandstärke wurden nicht gefunden. Die Zellgröße der Rindengewebe war auf den beiden gereizten Seiten größer als auf den Flanken.

4. Versuche mit gekrümmten Objekten am Klinostaten.

Bei diesen Versuchen wurde in analoger Weise, wie bei den Versuchen mit intermittierender Reizung antagonistischer Flanken am Klinostaten, die gewaltsame Lage durch Zug zu erreichen gesucht. Im Prinzip ergibt sich daher diese Anordnung aus Fig. 22. Die Objekte wurden meistens an den Rand der Töpfe gepflanzt und in ┌┘ Form so über Glasstäbe, die mit Draht oder Holzpflöcken in der Erde befestigt waren, gezogen, daß die zweite

Krümmung in die verlängert gedachte Klinostatenachse fiel. Es wurde dann an der Spitze der Objekte eine Lederschlinge *l* angebracht, und die Zugvorrichtung wie in Fig. 22 durch ein Glasröhrchen *g*, das an einem Stativ befestigt war, geleitet. Als weniger praktisch erwies sich das Anbringen der Belastung an der Klinostatenachse selbst; doch ließ sich in gewissen Fällen diese Anordnung nicht vermeiden. Die Schenkel der Topfhalter, welche dem großen Pfefferschen Klinostaten beigegeben werden, wurden durch kräftige Holzstäbe verlängert, und am Ende dieser, parallel zur Grundplatte des Topfhalters, eine Korkplatte von denselben Dimensionen befestigt. Es wurde dann genau in der Mitte der Korkplatte ein Loch gebohrt, und in demselben ein Glasröhrchen, wie oben beschrieben und zu demselben Zwecke, mit Siegellack befestigt. Der Vorteil dieser Anordnung besteht darin, daß die Torsionen ganz unterbleiben oder doch auf ein Minimum beschränkt werden, der Nachteil darin, daß die genaue Zentrierung der Glasröhre und der Objekte schwieriger ist, zumal sich bei stärkerer Belastung die Holzstäbe etwas biegen. Es wird außerdem die Klinostatenachse zu sehr belastet, da das Gewicht mit einem sehr langen Hebelarm angreift. Diese Überlastung läßt sich zwar durch Anbringen eines Gegengewichtes an der Klinostatenachse zwischen Universalgelenk und den Friktionsrollen beseitigen, doch werden dadurch letztere stark beansprucht. Im Prinzip wird diese Anordnung durch Fig. 24 (p. 320) veranschaulicht, wenn man sich statt des Halters *k* an das Stativ *a* die Friktionsrollen und die Fußplatte von Stativ *b* als Topfhalter auf den Klinostaten gesetzt denkt.

Bei Versuchen mit gekrümmten Objekten ließ sich dieser Aufbau jedoch nicht vermeiden; es wurden in diesem Falle statt der Gewichte Spiralfedern angewandt. Als Spannvorrichtung diente ein kleiner Haspel (Wellrad), der auf der Korkplatte befestigt war. Die Anwendung einer Korkplatte bot außer dem Vorteile des geringen Gewichtes noch den großen Vorzug, daß man überall Löcher anbringen konnte und so die Objekte nicht immer peinlich genau zu zentrieren brauchte. Diese Einrichtung belastete die Klinostatenachse nicht allzu sehr; nachteilig war der Umstand, daß sie kein genaues Maß für die Größe des angewandten Zuges bot und so immer Gefahr war, daß die Objekte zerrissen. Auch mußte die Spannung regelmäßig kontrolliert und je nach dem Wachstum der Objekte erneuert werden.

a) Rechtwinklige Krümmung an der horizontalen Klinostatenachse.

Versuch 12.

Ricinus communis. Versuche von dreiwöchiger Dauer. Am Grunde ist der gerade gebliebene Teil des Hypokotyls in Beziehung auf die Ausbildung der mechanischen Gewebe allseitig gleichmäßig entwickelt; erst 1 cm vor der Krümmung, die 6 cm über dem Boden erfolgt war, beginnt der Bast auf der konkaven Seite sehr viel dünner zu werden als auf der konvexen Seite. Hier ist auch Kollenchym zur Ausbildung gelangt, während dieselbe auf der konkaven Seite unterblieben ist. Im Holze zeigen sich auf der konvexen Seite schwache Wandverdickungen. Bis zur Stelle der stärksten Krümmung nehmen diese Veränderungen der Gewebe zu, jenseits wieder ab, sodaß 2 cm über der Krümmung der Querschnitt wieder der eines normalen Hypokotyls wird.

Versuch 13.

Euphorbia heterophylla. Versuche mit derselben Anordnung, von 24 tägiger Dauer. Am Grunde des Sprosses sind die Gewebe allseitig gleichmäßig entwickelt, Kollenchym- und Bastzellen normal verdickt, Holzzellen stark verdickt ohne sekundäre Wandverdickungen. 0,75 cm vor der Krümmung nimmt die Dicke der Wände der Bast- und Holzzellen auf der Flanke der konkaven Seite ab, während auf der Flanke der konvexen Seite die Ausbildung der Gewebe die gleiche wie im unteren Teile des Sprosses ist. In der Mitte der Krümmung sind diese Differenzen am ausgeprägtesten, hier ist das Kollenchym auf der konvexen Seite übernormal ausgebildet, während es auf der konkaven Seite unterdrückt und das Rindenparenchym so großzellig ist, daß schon äußerlich die eingetretenen Veränderungen bemerkbar werden. Gegenüber dem normalen Sprosse sind die Verdickungen im Baste an der Stelle der stärksten Krümmung, sowie oberhalb und unterhalb derselben, auf der konvexen Seite stärker, auf der konkaven Seite bedeutend schwächer ausgebildet. Analog ist die Ausbildung der Wandverdickungen der Holzzellen; diese zeigen auf der konvexen Seite eine starke innere Verdickungsschicht, die auf der konkaven Seite nicht zur Ausbildung gelangt, wie auch hier die primären Verdickungen der Zellwände bedeutend schwächer als normal sind. Über der Krümmung nimmt der Sproß nach 1 cm wieder normale

Ausbildung an, die er im ganzen Teile, der zur Klinostatenachse senkrecht gerichtet ist, beibehält.

Versuch 14.

Abutilon Darwinii. Versuchsdauer 24 Tage. Anordnung wie oben. 5 mm vor der Biegungsstelle beginnen auf der Flanke der konkaven Seite die Wandverdickungen der Holz- und Bastzellen dünner zu werden. In der Krümmung gibt der Querschnitt folgendes Bild. Konvexe Seite: übernormale Verstärkung des Kollenchyms; Bast- und Holzzellwände weniger verdickt als vor der Krümmungsstelle, jedoch stärker als an gleicher Stelle der Kontrollpflanze. Konkave Seite: die Zellen des Bastbündelringes haben einen größeren Umfang, ebenso der Kambiumring; Holz- und Bastzellen sind fast unverdickt. Die Rindenzellen zeigen die bekannten Wucherungen (vgl. p. 309). Die Zellen haben hier den 3—5 fachen Durchmesser derjenigen der konvexen Seite. 8 mm über der Krümmungszelle zeigt der Sproß wieder normalen Querschnitt.

Bei einem anderen Versuchsobjekte waren die Differenzen in der Krümmungsstelle größer, Bast- und Holzzellen auf der konvexen Seite stärker verdickt als vor der Krümmung. Auch in dem auf der Klinostatenachse senkrecht stehenden Teile blieben die Differenzen der Krümmung bestehen, fast bis zur Spitze des Organs.

b) Abkrümmung der Objekte von der Horizontalen um 45° mit folgender Zukrümmung zu derselben um 90°.

Versuch 15, 1.

Ricinus communis. Die eintretenden anatomischen Veränderungen sind dieselben wie bei der vorhergehenden Anordnung der Versuche, nur sind die Unterschiede in den Wandverdickungen der einzelnen mechanischen Gewebe nicht so ausgeprägt.

Versuch 15, 2.

Euphorbia heterophylla. Dieses Objekt verhält sich bei dieser Anordnung genau so wie bei der vorhergehenden.

c) Drehung rechtwinklig gekrümmter Objekte in der Vertikalebene.

Versuch 16.

Ricinus communis. Wurden rechtwinklig gekrümmte Hypokotyle so an der horizontalen Klinostatenachse befestigt, daß der

konnte der obere Gipsverband in diesen Schienen auf- und abgleiten.

Fig. 25 soll diese Versuchsanordnung veranschaulichen. Die Pflanzen wuchsen gut weiter, ohne daß äußerlich oder unter dem Mikroskope Veränderungen der Gewebe sichtbar wurden, außer daß an den Rändern der von Gips fest umschlossenen Stellen Wucherungen auftraten. Wurde jedoch der obere Gipsblock mit Bindfaden, Draht oder Siegellack festgehalten, dann schwoll das zwischen beiden Gipsblöcken befindliche Stück des Hypokotyls bedeutend an und erfuhr im Laufe von 10 Tagen die aus Fig. 26 ersichtlichen Beugungen 1 und 2. Die anatomische Untersuchung dieser Hypokotyle ergibt in dem von dem unteren Gipsblock eingeschlossenen, vertikalen Teile keine Differenzen der Gewebe. In der Krümmung am Austritt aus dem unteren Gipsblocke (Fig. 26, *1*) ist auf der konkaven Seite das Kollenchym unverdickt und das Rindenparenchym außerordentlich großzellig; die Bastzellen sind kaum in der Anlage zu erkennen. Auf der konvexen Seite dagegen ist das Kollenchym stark verdickt, und die Wände der Bastzellen stärker sind als 2 cm unterhalb im vertikalen Teil des Hypokotyls in wenigen Zellen verdickt; das Rindenparenchym ist kleinlumig. In der Mitte der Krümmung ist der Durchmesser 1,5 mal so groß als der mittlere Durchschnitt des vertikalen Stückes des Hypokotyls. 0,5 cm oberhalb dieser Krümmung befand sich eine solche im umgekehrten Sinne (Fig. 26, *2*). Auch hier finden sich Wucherungen im Parenchym der konkaven Seite, während auf der konvexen Seite die mechanischen Elemente übernormal ausgebildet sind.

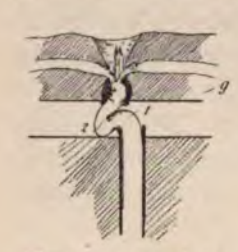


Fig. 26. Querschnitt durch ein schräg gedrücktes Hypokotyl von *Ricinus communis*. $^1/_2$ nat. Größe.

Bei zwei Pflanzen war es gelungen, den oberen Gipsblock so anzubringen, daß der hier ausgeübter Druck genau vertikal auf die Hypokotyle wirken mußte. Dieselben schwollen in dem freien Raume zwischen den Gipsverbänden so stark an, daß sie hier einen $2^1/_2$—3 mm größeren Durchmesser hatten als in der Mitte des unteren Gipsblockes. Diese Anschwellung ging fast bis zur Mitte des Hypokotyls. Fig. 27 gibt eines der zwei Objekte, auf die Hälfte reduziert, wieder; man sieht die anormalen Verhältnisse der einzelnen Abschnitte des Hypokotyls.

Der Versuch dauerte drei Wochen. Die anatomische Unter-

suchung ergab: am Grunde der Hypokotyle ist die Ausbildung der Wandverdickungen der Bastzellen gleich der in den Kontrollpflanzen an gleicher Stelle; doch nimmt in den Versuchspflanzen die Dicke derselben sehr schnell ab, sodaß in der Mitte des unteren Gipsblockes Verdickungen der Bastzellen kaum zu konstatieren sind.

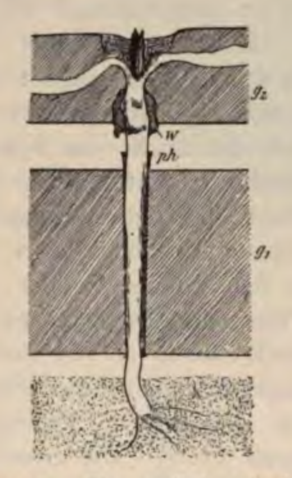


Fig. 27. Ein vertikal gedrücktes Hypokotyl. Versuchsdauer 3 Wochen (1/2 nat. Gr.). g_1 unterer, g_2 oberer Gipsblock; *w* Wattebausch; *ph Phragmites*-Röhrchen.

Fig. 28 zeigt ein Bastbündel aus dieser Stelle des gedrückten Hypokotyls; Fig. 29 zum Vergleiche ein Bastbündel aus derselben Stelle eines gleichalterigen, normal gewachsenen Hypokotyls.

Kollenchym ist nur am Grunde der Hypokotyle minimal ausgebildet; im ganzen übrigen Teile derselben ist die Ausbildung desselben unterblieben. Auffällig ist die geringe kambiale Tätigkeit. Im oberen Teile der Hypokotyle ist sie kaum zu bemerken, und die hier abgeschnittenen Zellen sind langgestreckt mit radiär gestelltem größerem Durchmesser. Auch die Verholzung in den Gefäßbündeln ist sehr viel geringer als bei normalen Hypokotylen. Das Rindenparenchym beginnt zu wuchern, die Zellen werden bedeutend größer. Schon bei Herstellung der Schnitte verspürt man einen deutlichen Unterschied zwischen normalen Hypokotylen und solchen, die in obiger Weise behandelt wurden; letztere sind schwammig und weich und nehmen, wenn sie nicht gehärtet sind, das Messer nicht an.



Fig. 28. Ein Bastbündel aus der oberen Hälfte des in Fig. 27 gezeichneten Hypokotyls. Vgr. 200.

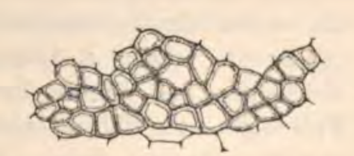


Fig. 29. Bastbündel aus der gleichen Stelle wie Fig. 28 von einer Kontrollpflanze. Vgr. 200.

Lage bis Ende September gelassen. Die Kontrollexemplare zeigten zu dieser Zeit außer einem unterhalb der Kotyledonen stark verdickten Hypokotyl 3—5 Internodien. Die Versuchsobjekte waren schwächer entwickelt, die Hypokotyle weniger dick und kürzer, und die ganzen Pflanzen hatten nur 2—3 Internodien, jedoch waren sie bis zum Ende des Versuches in gutem Zustande.

Querschnitte zeigen am Grunde des Hypokotyls stärkere Wandverdickungen der Bastzellen [in weniger Zellen als im vertikal gewachsenen Kontrollexemplare und in weniger Zellen als auf der Druckseite] auf der Konvexseite, doch sind auch auf der Konkavseite die Bastzellen verdickt. Die Stärke der Verdickungen der Bastzellen auf der Konvexseite entspricht derjenigen der Bastzellen im normal gewachsenen Hypokotyl oder ist doch nur minimal größer. Die Holzzellen der Konvexseite haben sehr starke Verdickungsschichten, jedoch sind hier die Zellen nicht in größerer Quantität ausgebildet. Auf der konkaven Seite sind die Wandverdickungen der Holzzellen bedeutend schwächer. Diese Gegensätze verschärfen sich bis zur Stelle der stärksten Krümmung, aber auch hier gibt der Bast der konkaven Seite immer noch eine Reaktion mit schwefelsaurem Anilin. In der Mitte der Krümmungsstelle haben die Zellen des Rindenparenchyms auf der konkaven Seite den 5—7 fachen Durchmesser derjenigen der konvexen Seite. In dem folgenden, horizontalen Teile des Hypokotyls sind dieselben Unterschiede da wie in der Krümmungsstelle, nur etwas schwächer ausgeprägt. In der geotropisch reaktionsfähigsten Stelle des horizontal liegenden Teiles sind dieselben Wucherungen aufgetreten, wie sie bei den Versuchen mit horizontaler Zwangslage schon beschrieben wurden. Den Veränderungen in Holz und Bast analog sind diejenigen in der Ausbildung des Kollenchyms. Während vor der Krümmungszone von einer Ausbildung desselben nichts zu bemerken ist, zeigt es in der Krümmungszone und im horizontalen Teile starke Entwicklung auf der Oberseite, die akropetal zunimmt, auf der Unterseite aber vollkommen unterbleibt.

Aus der Mitte der Krümmung einer Pflanze dieses Versuches sind die Figuren 9 a u. b, p. 291 und 31 a u. b genommen.

Versuche, in derselben Weise angestellt, jedoch nach 3, 6, 10, 14 und 21 Tagen beendigt, zeigen, daß die oben beschriebenen Veränderungen sehr schnell eintreten, daß die Wandverdickungen der mechanischen Gewebe der konvexen und oberen Seite zunächst die normal in vertikal wachsenden Hypokotylen entstehenden über-

flügeln, bei einer gewissen Ausbildung aber stehen bleiben und mit der Zeit von den letzteren eingeholt werden können. In vielen Fällen blieben aber die Zellwandverdickungen der mechanischen Elemente minimal aber immer merklich dicker als an der gleichen Stelle normal gewachsener Hypokotyle. Auf der konkaven Seite sowie auf der Unterseite beginnt, wenn die Versuche mit jungen Hypokotylen angestellt wurden, die Anlage der Wandverdickungen erst viel später als normal und bleibt, selbst bei Versuchen von 10- und mehrwöchiger Dauer, deutlich hinter der Ausbildung der Verdickungen der Wände auf der konvexen und Oberseite zurück.

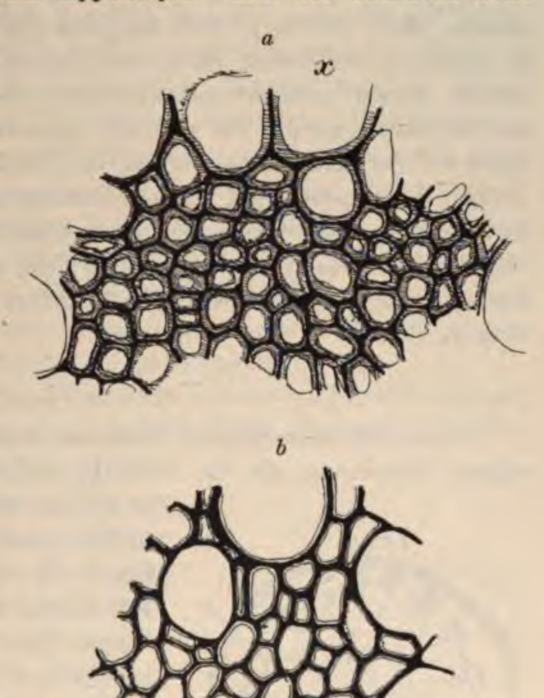


Fig. 31 a und b. *Ricinus communis.* Stücke aus dem Holzkörper der Krümmungszone eines rechtwinklig gekrümmten Hypokotyls. Versuchsdauer 10 Wochen. Vgr. 400. Fig. 31 a ein Stück des Holzes aus der Mitte der konvexen Seite (x); Fig. 31 b ein Stück des Holzes aus der Mitte der konkaven Seite (v).

Die Schnelligkeit, mit der die ersten anatomischen Veränderungen auftreten, ist eine sehr wechselnde. Es hängt dies von der Entwicklung der Objekte und noch mehr von den äußeren Bedingungen, so auch vom Lichte, ab. Im Winter dauerte es oft 3, in manchen Fällen sogar 4 Wochen, bis dieselben Reaktionen eintraten, welche im Sommer schon nach 5 Tagen beobachtet worden waren, obwohl die Objekte an der gleichen Stelle und unter annähernd denselben Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen kultiviert wurden. Von April bis September wurden Versuche angestellt, um das erste deutliche Auftreten der Verschiedenheiten in der Ausbildung der Zellwände zu konstatieren; es wurden

dieselben zuerst nach 3 Tagen und andre nach noch längerer Versuchszeit beobachtet.

Versuch 20.

Phaseolus multiflorus verhält sich ebenso wie *Ricinus communis.* Ball (1904, p. 333) fand bei gleicher Versuchsanordnung im basalen, vertikalen Teile von Bohnenpflanzen die Bastzellen überall stärker verdickt auf der Seite, die durch die Krümmung zur konkaven wurde, als auf der gegenüberliegenden Seite; erst dicht vor der Krümmung wurden die Wandverdickungen schwächer. Dieser Widerspruch mit obigen Resultaten erklärt sich vielleicht daraus, daß die Objekte bei Ball einseitig belichtet waren, und dadurch eine Reaktion im vertikalen Teile der Epikotyle eingetreten war, die auf einseitige Lichtwirkung zurückzuführen ist. Vgl. hierüber p. 299.

Versuch 21.

Euphorbia heterophylla, Freilandkulturen. Versuche von derselben Anordnung wie die vorhergehenden. Die Objekte hatten zu Beginn der Versuche 2—3 Internodien gebildet. Die Krümmung erfolgte in der Mitte des zweiten Internodiums. Versuche von zwölftägiger Dauer lassen schon äußerlich gegenüber den Kontrollpflanzen Unterschiede erkennen. Während der Durchmesser 2 cm vor der Krümmung 2,5; 2,6; 2,4 mm betrug, wurden an der Stelle der stärkeren Krümmung 3,5 : 3,2; 3,5 : 3,0 und 3,1 : 3,4 mm gemessen, dabei war merkwürdigerweise die längere Achse der Querschnittsellipse einmal vertikal, d. h. in die Ebene der Biegung (vgl. Fig. 32), die beiden andern Male horizontal, d. h. senkrecht dazu, gestellt.

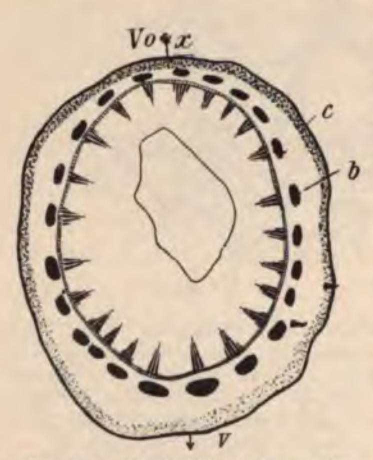


Fig. 32. *Euphorbia heterophylla.* Halbschem. Querschn. aus der Mitte der Krümmungszone eines rechtwinklig gekrümmten Sprosses. Versuchsdauer 12 Tage. Vgr. 10. *x* konvexe, *v* konkave Seite.

2 cm vor der Krümmung ist der Querschnitt normal, erst 1 cm vor derselben werden die Bastzellen weniger verdickt, während sie auf der konvexen Seite die gleiche Wandstärke wie vorher behalten,

jedoch etwas englumiger werden. Auf der konvexen Seite bildet sich auch der Sklerenchymring, der unterhalb schwach ausgebildet war, stark aus; auf der konkaven Seite bleiben die Zellen dünnwandig. Das Kollenchym ist auf der konvexen Seite sehr stark, auf der konkaven Seite in 2 wenig verdickten kontinuierlichen Zellreihen ausgebildet. Die Quantität der Holzzellen ist auf beiden Seiten gleich, die Holzzellen der konvexen Seite sind aber in ihren Wandungen bedeutend stärker verdickt. In der Mitte der Krümmungszone sind die eben beschriebenen anatomischen Veränderungen so groß, daß die mechanischen Elemente auf der konkaven Seite gar keine Wandverdickungen zeigen, während auf der konvexen Seite die Ausbildung derselben bedeutend übernormal ist. In dem auf die Krümmungszone folgenden horizontalen Teile der Sprosse sind die Unterschiede in den Wandverdickungen etwas geringer als in der Krümmungsstelle selbst, sie sind gleich den bei horizontaler Zwangslage auftretenden Veränderungen.

Einige Exemplare dieses Versuches wurden während der übrigen Zeit der Vegetationsperiode (Juni bis Ende September) stehen gelassen. Die anatomische Untersuchung dieser Pflanzen ergab: 3 cm vor der Krümmungsstelle normales Kollenchym; die Bastzellen der Flanke der konvexen Seite hatten 4 Verdickungsschichten, diejenigen der konkaven Seite nur 3. In der Ausbildung des Holzes sind an dieser Stelle keine Unterschiede zu bemerken. Nach der Krümmungsstelle zu wird die Wandstärke der Bastzellen der konkaven Seite immer dünner, sodaß an der Stelle der stärkeren Krümmung, selbst nach Quellung mit Kalilauge, keine Schichtung kenntlich wird, jedoch ist der Bast auch hier verdickt. Fig. 33 a u. b ist



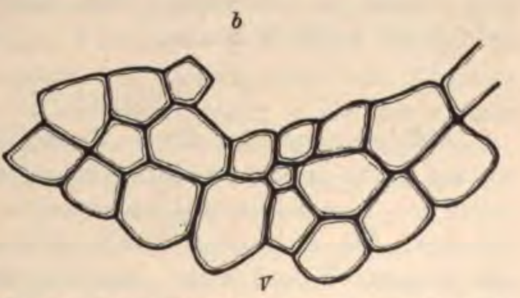


Fig. 33 a und b. *Euphorbia heterophylla*. Bastbündel aus der Mitte der Krümmungszone eines rechtwinklig gekrümmten vertikalen Sprosses. Vgr. 300. Versuchsdauer ca. 10 Wochen. Die Schnitte wurden mit Kalilauge behandelt. Fig. 33 a ein Bastbündel aus der Mitte der konvexen Seite; Fig. 33 b ein Bastbündel aus der Mitte der konkaven Seite.

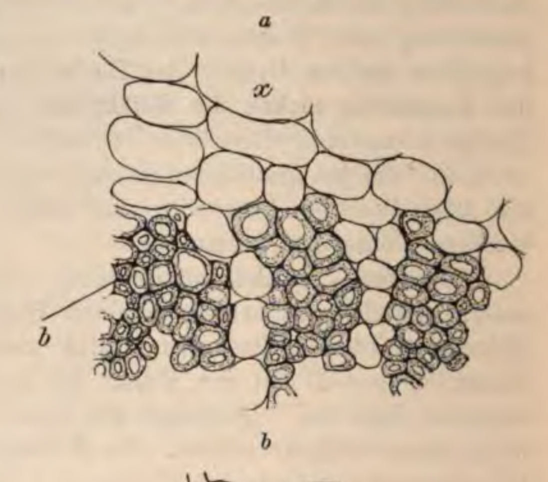
Internodium ist auf der konvexen Seite das Kollenchym stärker als normal entwickelt, die Rindenparenchymzellen sind klein. Die Wandverdickungen der Bastzellen sind stärker als zu Beginn der



Fig. 35. *Abutilon Darwinii.* Halbschem. Querschn. am Beginn der Krümmungszone eines rechtwinkl. gekrümmt. Sprosses. Vgr. 12. Versuchsdauer 20 Tge. *x* Flanke der konvexen Seite, *v* Flanke der konkaven Seite, *c* Kollenchym, punktiert, *b* Bastring, *h* Holzkörper, schraffiert.



Fig. 36. *Abutilon Darwinii.* Halbschem. Querschnitt aus der Mitte der Krümmungszone desselben Objektes, aus dem Fig. 35 genommen ist. Bedeutung der Buchstaben die gleiche. Vgr. 10.



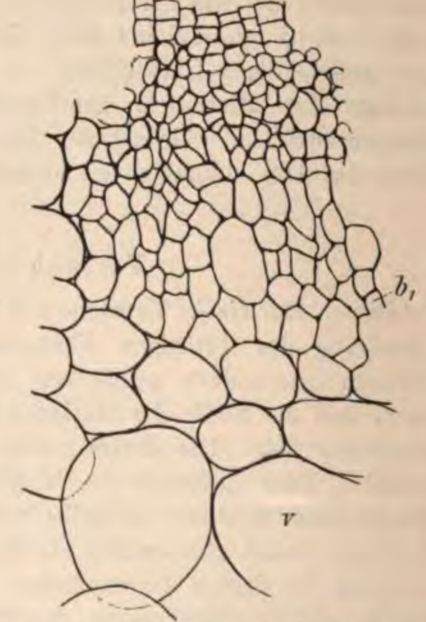


Fig. 37a und b. *Abutilon Darwinii.* Stücke aus dem Bastringe des Querschnittes Fig. 36. Fig. 37a. Bastbündel (*b*) aus der Mitte der konvexen Seite (*x*). Vgr. 300. Fig. 37b. Kambiales Gewebe (b_1) das normalerweise zu Bastfasern verdickt wird, aus der Mitte der konkaven Seite (*v*). Vgr. 200.

Anschwellung; es hebt sich in denselben deutlich eine Innenlamelle ab, die sonst an keiner Stelle des Organs gefunden wurde. Die Wände der Holzzellen sind stark verdickt. Auf der konkaven Seite ist das Rindengewebe langgestreckt mit radial gestelltem größeren Durchmesser, großlumig, und es ist keine Andeutung von Kollenchym vorhanden. Das Rindenparenchym ist fast ohne Chlorophyllkörperchen, während es auf der konvexen Seite stark damit angefüllt ist; die Bastzellen sind unverdickt, die Wände der Holzzellen wenig verdickt. Schnitte aus der Mitte der Krümmungszone zeigen diese Unterschiede noch deutlicher. Im horizontalen Teile des Sprosses ist die Oberseite die geförderte. Vergleiche hier die Figuren 35, 36, 8a u. b (p. 291), 37a u. b, 38a u. b, die alle aus demselben Versuchsobjekte genommen sind.

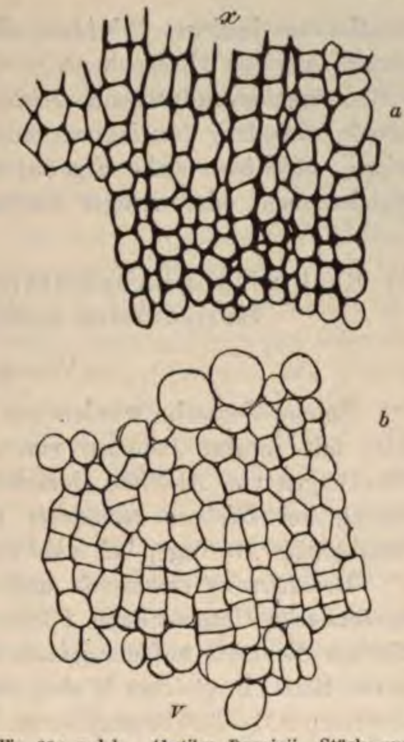


Fig. 38a und b. *Abutilon Darwinii.* Stücke aus dem Holzkörper des Querschnittes Fig. 36. Fig. 38a. Ein Stück aus dem Holze der konvexen Seite (*x*). Vgr. 300. Fig. 38b. Ein Stück aus dem Holze der konkaven Seite (*v*). Vgr. 300.

Die gleichen Versuche wurden angestellt mit folgenden Pflanzen: *Vicia Faba, Amarantus caudatus, Iresine Wallisii, Coleus hybridus Hort. Achyranthes Verschaffeltii*[1], *Chry-*

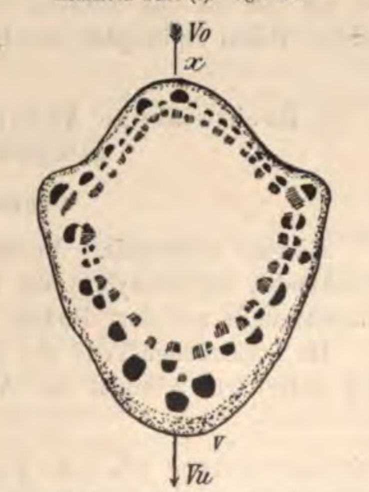


Fig. 39. *Silphium.* Halbschem. Querschn. aus der Mitte der Krümmungszone eines rechtwinklig gebogenen vertikalen Sprosses. Vgr. 10. *x* konvexe, *v* konkave Seite.

1) Sehr interessant war das Auftreten von Adventivwurzeln auf der Unterseite eines doppelt gebogenen, ┌┘ förmigen Sprosses von *Achyranthes Verschaffeltii.* Die Adventivwurzeln traten sowohl auf der konkaven Seite der ersten Krümmungszone als auch auf der konvexen Seite der

santhemum indicum hybridum, *Rubia tinctorum* (hier läßt sich die Ausbildung des Kollenchyms in den Eckleisten der konkaven Seite vollkommen unterdrücken), *Aristolochia Clematitis*, *Levisticum officinale*, *Lavatera thuringiaca* und anderen Malvaceen, *Sambucus nigra*, *Silphium* (siehe Fig. 39) usw. Der Erfolg war überall der gleiche, mehr oder weniger deutlich.

b) Rechtwinklige Abwärtskrümmung des unter 45° aus der Horizontalen aufsteigenden Organes.

Versuch 24.

Solche Versuche wurden mit Hypokotylen von *Ricinus communis*, mit jungen Pflanzen von *Euphorbia heterophylla* und mit Stecklingen von *Abutilon Darwinii* ausgeführt. Die Versuchsdauer betrug bei *Ricinus communis* 12 und 16 Tage, bei *Euphorbia heterophylla* 13 Tage, bei *Abutilon Darwinii* 11 Tage.

Bei *Ricinus communis* und *Euphorbia heterophylla* ergab die anatomische Untersuchung Förderung der Wanddicke der mechanischen Elemente auf der ganzen Länge der Oberseite und der konvexen Seite, in gleicher Weise wie auf der Ober- und Konvexseite bei den p. 331—340 beschriebenen Versuchen. Die Differenzen waren in der Mitte der Biegungsstelle größer als in den übrigen Teilen.

Abutilon wich insofern von den beiden vorhergehenden Pflanzen ab, als hier in den älteren, zu Beginn der Versuche schon verholzten Teilen Epitrophie des Holzes und der Rinde eintrat.

c) Rechtwinklige Abwärtskrümmung des horizontal gelegten Sprosses.

Versuch 25.

Ricinus communis. Versuchspflanzen mit jungen, eben sich streckenden Hypokotylen; die Biegung erfolgte $2\frac{1}{2}$ cm über der Austrittsstelle aus dem Boden. Versuchsdauer 14 Tage.

Im horizontalen Teile der Hypokotyle ist Kollenchym oberwärts und unterwärts minimal zur Ausbildung gelangt; die Bastbündel

---

zweiten Krümmungszone auf, immer jedoch auf der erdwärts gewandten Seite. Das Kollenchym war auf der konkaven Seite der ersten Biegung unterdrückt, auf der konvexen Seite der zweiten Biegung normal ausgebildet (vgl. p. 355 und Noll 1900, p. 422).

haben auf der Oberseite weniger verdickte Zellen als der Normalsproß und als die Bastbündel der Unterseite; doch sind die Wandverdickungen dieser Bastzellen sehr stark und zeigen deutlich zwei Verdickungsschichten, deren innere sich bei Behandlung mit Schwefelsäure oder Kalilauge aufbläht und zerreißt. Auf der Unterseite ist die erste Verdickungsschicht etwas dünner als auf der Oberseite, die innere nur bei stärkster Vergrößerung sichtbar. Diese Unterschiede verstärken sich nach der Krümmungsstelle zu; die Bastzellen haben in der Mitte der Krümmungszone auf der konkaven Seite überhaupt keine Wandverdickungen gebildet, während auf der Oberseite die Stärke der Wandverdickungen des Bastes in der Mitte der konvexen Seite etwas zugenommen hat. Auf der konkaven Seite wird die Ausbildung des Kollenchyms unterdrückt, auf der konvexen Seite etwas gefördert. Sehr beträchtlich sind die Differenzen in der Größe der Rindenparenchymzellen, oberseits kleiner als normal, unterseits bedeutend größer als normal. Holzzellen begannen sich bei Beendigung der Versuche eben erst zu bilden und zeigten infolgedessen keine Differenzen. Im vertikalen Teile sind diese Unterschiede noch 2 cm unter der Krümmungsstelle zu bemerken, verschwinden dann aber. In der geotropisch reaktionsfähigen Zone krümmten sich einige Hypokotyle etwas nach außen. An diesen Stellen traten dann dieselben Reaktionen ein wie bei horizontaler Zwangslage, jedoch in weit geringerem Maße. Ein Vergleich der Schnitte mit solchen, die von normal gewachsenen Pflanzen genommen wurden, zeigte, daß auf der Oberseite des horizontalen Teiles und der x-Seite der Krümmung Bast und Kollenchym stärker als normal ausgebildet sind; am stärksten sind die Unterschiede in der Krümmungszone.

Versuch 26.

Phaseolus multiflorus. Versuche von 28 tägiger Dauer. Krümmung 5 cm über der Austrittsstelle aus dem Boden. Im horizontalen Teile bestehen nur Unterschiede in der Ausbildung der Wandverdickungen der Bastzellen. Oberseits sind die Wandverdickungen der Bastzellen gleich oder fast gleich denjenigen in normalen Epikotylen, unterseits bedeutend schwächer, jedoch vorhanden. In der konvexen Seite der Krümmung sind die Verdickungsschichten der Bastzellen und ebenso die Wandverdickungen des Kollenchyms übernormal stark. Holzkörper und Rindengewebe haben auf der konkaven Seite größere Ausdehnung, besonders sind

die Zellen des Rindenparenchyms gestreckt. Dieselben Differenzen finden sich noch spitzenwärts von der Krümmung im vertikalen Teile; erst allmählich tritt normale Ausbildung ein. Gegenüber gleichalterigen, vertikal wachsenden Epikotylen erreichen die Wandverdickungen der Bast- und Holzzellen nur auf der Oberseite des horizontalen Teiles und der konvexen Seite der Krümmung normale Ausbildung. Bastzellen und Kollenchym sind in der konvexen Seite der Krümmungszone übernormal verdickt.

Versuch 27.

Euphorbia heterophylla. Versuche von 10 tägiger Dauer. Im horizontalen Teile sind die Wände der Bastzellen der Oberseite übernormal verdickt. Diese Wandverdickungen nehmen nach den beiden Flanken der Sprosse zu gleichmäßig ab. Kollenchym und Rinde sind auf Ober- und Unterseite gleichmäßig ausgebildet. In den Wandungen der Holzzellen der Oberseite sind starke Verdickungslamellen zur Ausbildung gelangt. Diese Verdickungen nehmen nach den Flanken der Sprosse schneller ab als die Wandverdickungen der Bastzellen. In der Mitte der Krümmungsstelle sind die Gegensätze ausgeprägter. Hier sind das Kollenchym und die Wände der Bastzellen auf der konvexen Seite übernormal verdickt, wo die Holzzellen zwar verdickt, doch nicht übernormal ausgebildet sind. Auf der konkaven Seite dagegen hat das Rindengewebe den dreifachen Durchmesser als auf der konvexen Seite, Kollenchym ist nicht ausgebildet, nicht einmal die Epidermis zeigt hier normale Dicke; die Wände der Bastzellen sind unverdickt, und die vom Kambium gebildeten Zellen sind sehr dünnwandig und geben keine Holzreaktion. In dem vertikalen Teile der Sprosse verschwinden diese Unterschiede allmählich; 1,5 cm über der Krümmungsstelle ist das Organ wieder radiär gebaut.

Versuch 28.

Abutilon Darwinii. Versuchsdauer 10 Tage. Im 3. Internodium vor der Krümmung sind keine Differenzen im Kollenchym und in den Bastbelegen zu bemerken, dagegen ist der Holzkörper epitroph. Man kann im Holzringe deutlich zwei Zonen unterscheiden, eine innere mit stark verdickten, tangential gestreckten Zellen und eine äußere mit größeren, weniger verdickten, radial gestreckten Zellen. Nach der Peripherie wird vom Kambium ein zweiter Kranz von Bastbündeln mit stark verdickten Zellwänden ausgebildet. Auf

der Unterseite werden dem Holzkörper nur wenige Zellreihen mit normal verdickten Zellwänden zugefügt. Hier unterbleibt die Ausbildung eines zweiten Ringes von Bastbündeln. Im folgenden Internodium, dem zweiten vor der Krümmungszone, sind diese Differenzen deutlicher: Oberseits in den radialen Zellreihen 18 Holzzellen, die 8 äußeren größer als normal und mit wenig verdickten Zellwänden; unterseits 11 Holzzellen, alle gleichmäßig verdickt. Vgl. auch Fig. 5.

Die Krümmung war erfolgt in dem Internodium, in dem bei einer Kontrollpflanze die geotropische Aufkrümmung eintrat. Die Wandverdickungen der Kollenchym-, Bast- und Holzzellen sind in der Mitte der Krümmungszone auf der konvexen Seite stärker als an der gleichen Stelle des normal gewachsenen Sprosses. Auf der konkaven Seite sind sämtliche Zellen sehr lang gestreckt, mit radial gestelltem größeren Durchmesser, und unverdickt. Diese anatomischen Veränderungen sind $1^1/_2$ cm über der Krümmungszone noch bemerkbar, weiterhin ist das Organ radiär gebaut.

Versuch 29.

Blattstiele von *Helleborus niger* zeigen analoge Differenzen im Kollenchym; Wandverdickungen des Bastgewebes wurden nicht gefunden. Blattstiele von *Helleborus hybridus Hort.*, in denen ja normaler Weise stark verdickte Bastbündel gebildet werden, verhielten sich bei diesen Versuchen genau wie die übrigen Sprosse.

2. Antagonistische Wirkungen.

a) Rechtwinklige Krümmung des invers gestellten Sprosses.

Versuch 30.

Ricinus communis. Versuche von 12 tägiger Dauer. Krümmung in der oberen Hälfte des Hypokotyls. Der invers gestellte Teil des Hypokotyls zeigt bis zur Krümmungsstelle keinerlei anatomische Veränderungen. Von der Mitte der Krümmungszone an und weiterhin im horizontalen Teile des Sprosses treten auf der konvexen Seite und der Unterseite dieselben Differenzen in der Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente ein, wie auf der Unterseite horizontal gehaltener Hypokotyle. Die Zellwände des Bastes und Kollenchyms sind auf der konvexen Seite der Krümmungszone und der Oberseite des horizontalen Teiles genau so

verdickt wie an der gleichen Stelle der Oberseite horizontal gehaltener Hypokotyle.

Bei anderen Versuchen wurden die vertikal invers gerichteten Hypokotyle um 180° gekrümmt und durch Gewichte in dieser Lage gehalten. Versuchsdauer 18 Tage. Fig. 40 zeigt diese Anordnung. Im invers gestellten Teile sind alle Gewebe allseitig gleichmäßig ausgebildet bis $1^1/_2$ cm vor der Krümmungszone. An dieser Stelle beginnen auf der Flanke der konvexen Seite die Wände der Bast- und Holzzellen stärker verdickt zu werden, während auf der Flanke der konkaven Seite die Wanddicke dieser Gewebe abnimmt. In der Mitte der Krümmungszone ist die stärkste Ausbildung der Wandverdickungen der Bast- und Holzzellen auf einer der zwei Flanken, sie nimmt sowohl nach der konvexen als auch nach der konkaven Seite gleichmäßig ab. Diese seitliche Verschiebung der stärksten Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Gewebe kann nicht die Folge einseitiger Lichtwirkung sein, da die Hypokotyle im diffusen Licht des Gewächshauses wuchsen, und außerdem bei verschiedenen zum Lichte gleich orientierten Pflanzen die Verdickungen der Zellwände nicht immer auf der dem Lichte zugewandten Flanke auftraten; sodann hätte ja auch im vertikalen Teile der Hypokotyle eine Reaktion eintreten müssen. Am Ende des Krümmungsbogens sind dieselben Verhältnisse wie zu Beginn desselben zu beobachten. Der aufrecht stehende übrige Teil des Hypokotyles ist normal gebaut.



Fig. 40. Anordnung der Versuche mit Krümmung um 180° aus der Inverslage. *g* Glasröhrchen, *Sd* Gewicht.

Versuch 31.

Euphorbia heterophylla. Versuche von 8- und 15 tägiger Dauer. Beschreibung des 15 tägigen Versuchs: In dem invers gestellten Teile sind die Gewebe bis 1 cm vor der Krümmungszone allseitig gleichmäßig entwickelt. An dieser Stelle nimmt die Wanddicke der Bastzellen auf der Flanke der konvexen Seite minimal zu oder behält doch die Dicke derjenigen im basalen Teile; auf der Flanke der konkaven Seite tritt eine Abnahme der Wandstärke der Bast-

zellen ein, die so schnell zunimmt, daß am Ende des ersten Viertels der Krümmungszone keine Verdickung der Zellwände des Bastes mehr zu konstatieren ist. Auch auf der konvexen Seite nimmt die Wanddicke der Bastzellen ab, jedoch nicht so schnell wie auf der konkaven Seite. Zu Beginn der Krümmung ist das Holz auf der konvexen Seite stark ausgebildet, die Zellen haben hier eine starke innere Verdickungslamelle, die im oberen vertikalen Teile nicht ausgebildet ist. Die Zellwandverdickungen nehmen auch hier in gleicher Weise wie bei den Bastzellen ab. Im zweiten Viertel der Krümmung beginnen die Wände der Kollenchym-, Bast- und Holzzellen auf der konkaven Seite wieder dicker zu werden. Auf der konvexen Seite dagegen schreitet die Abnahme der Wanddicke der mechanischen Elemente fort; die Zellen des Kollenchyms beginnen die schon bei der Beschreibung der Versuche mit horizontaler Zwangslage charakterisierten Wucherungen zu zeigen, wie überhaupt im horizontalen Teile dieses Objektes die anatomischen Veränderungen gleich denen bei horizontaler Zwangslage ohne Krümmung sind.

Versuch 32.

Abutilon Darwinii. 6 und 14 Tage dauernde Versuche. Versuch von 14 Tagen: 1 cm vor der Krümmungszone beginnt die Wanddicke der Bastzellen auf der Flanke der konvexen Seite an Stärke zuzunehmen; sonst sind keine Veränderungen des basalwärts normal gebauten Sprosses zu bemerken. Zu Beginn der Krümmung treten in dem Kollenchym und Rindenparenchym der konkaven Seite die bekannten, bei Versuch 23, p. 337 beschriebenen Wucherungen auf. Bast- und Holzzellen dieser Seite sind in der Krümmungszone unverdickt. Die Wandverdickungen der mechanischen Elemente der konvexen Seite behalten in der Krümmungsstelle dieselbe Stärke wie vorher; erst gegen das Ende der Krümmung beginnen sie an Dicke abzunehmen, während hier auf der konkaven Seite eine Zunahme der Wandverdickungen der Kollenchym-, Bast- und Holzzellen einsetzt. Im folgenden, horizontalen Teile ist die Reaktion gleich der bei horizontaler Zwangslage.

Bei einer der drei Versuchspflanzen traten zu Beginn der Krümmung die Wucherungen und die verminderte Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Gewebe zwar auch auf der konkaven Seite der Krümmung auf, gingen aber in der Krümmungszone im Schraubenbogen nach der Unterseite des horizontal gehaltenen Teiles; in der Mitte der Biegungsstelle war die stärkste

Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente auf der einen Flanke, die geringste auf der gegenüberliegenden, während konkave und konvexe Seite gleiche, in der Mitte zwischen denjenigen beider Flanken stehende Wandverdickungen der mechanischen Gewebe zeigten.

b) Rechtwinklinge Aufkrümmung des um 45° von der Horizontalen abwärts geneigten Sprosses.

Versuch 33.

Ricinus communis. Versuchsdauer 14 und 28 Tage. Beschreibung des 28 tägigen Versuchs: Am Grunde des Hypokotyls, also in dem um 45° zum Horizont abwärts geneigten Teile, erfolgt die stärkere Ausbildung der Wände der Bast- und Holzzellen in der Mitte der Oberseite; die Bastzellen sind hier stärker verdickt als an der gleichen Stelle der Vergleichsexemplare. Die Holzzellen haben so starke sekundäre Verdickungsschichten, daß das Lumen der Zellen fast verschwindet. Auf der Unterseite sind die Wände der Bast- und Holzzellen nur wenig verdickt. Diese Unterschiede sind in der Mitte der Krümmung etwas weniger scharf ausgeprägt, indem auf der konvexen Seite die Wanddicke der mechanischen Elemente etwas zu-, auf der konkaven Seite etwas abnimmt. In dem oberen, also dem unter 45° aus der Horizontalebene aufsteigenden Teile des Hypokotyles tritt dieselbe Reaktion ein wie in horizontal gehaltenen Sprossen, doch sind die Unterschiede oft nicht so bedeutend, da sich die geotropische Reaktion nicht ganz verhindern läßt, und der obere Teil dadurch oft der Vertikalen ziemlich nahe kommt.

Versuch 34.

Euphorbia heterophylla. 12 tägiger Versuch. Am Grunde der Sprosse tritt oberseits starke, übernormale Verdickung der Wände der Bastzellen auf, sowie in den Zellen des Holzes eine dicke innere Verdickungsschicht; diese Verdickungsschichten fehlen auf der Unterseite, wie hier auch die Wandverdickungen der Bastzellen nur minimal ausgebildet sind. Vor der Krümmungsstelle nimmt oberseits die Wanddicke der Bastzellen ab, unterseits zu. In der Mitte der Krümmung sind die Bastzellen der konvexen Seite sehr stark verdickt, und die Holzzellen haben hier starke Wandverdickungen. Auf der konkaven Seite sind die Wände der Bastzellen

nur minimal verdickt, die Holzzellen haben keine Verdickungsschichten, und im Parenchymgewebe der Rinde treten Wucherungen auf. 1 cm spitzenwärts der Krümmung finden sich dieselben Differenzen in den Geweben wie 1 cm vor der Krümmung, nur schwächer ausgeprägt. Weiterhin zeigt der Sproß übernormale Ausbildung der Gewebe der Oberseite, während die Wandverdickungen in Kollenchym-, Bast- und Holzzellen der Unterseite sehr gering sind.

Versuch 35.

Abutilon Darwinii. Versuche von 14 tägiger Dauer. In den älteren Teilen des Sprosses, die schon vor Anstellung des Versuchs verholzt waren, tritt Epitrophie des Holzes auf; die kambiale Tätigkeit ist oberseits gegenüber dem normalen Sprosse und noch mehr gegenüber der Unterseite gefördert. Differenzen in der Ausbildung der Wandverdickungen der Bastzellen konnten nicht beobachtet werden. Die Krümmung war im drittletzten Internodium erfolgt. 1 cm vor Beginn der Krümmungszone beginnt die kambiale Tätigkeit auf Ober- und Unterseite gleichmäßig zu werden. Die Zellwände der Bastzellen sind hier oberseits weniger verdickt als auf der Unterseite; sonst treten hier keine Unterschiede in der Ausbildung der Gewebe auf. Zu Beginn der Krümmungszone sind die Wandverdickungen der Kollenchym-, Bast- und Holzzellen auf der konkaven Seite viel schwächer ausgebildet als auf der Gegenseite, wo die Zellen aller Gewebe kleiner, die mechanischen Elemente sehr stark übernormal verdickt sind. In der Mitte der Krümmungszone treten starke Wucherungen des Rindengewebes der konkaven Seite auf, die bis über die Krümmungszone hinaus anhalten und noch 1,5 cm oberhalb zu sehen sind. Erst 2,5 cm über der Krümmungsstelle herrscht die Reaktion der horizontalen Zwangslage.

c) Rechtwinkliges Aufwärtskrümmen des horizontal gelegten Sprosses.

Versuch 36.

Phaseolus multiflorus. Die Versuche dauerten solange, bis die verwendeten Pflanzen noch drei Internodien entfaltet hatten (19 Tage). Die Krümmung der Epikotyle erfolgte 3 cm über dem Boden. Von der Austrittsstelle aus dem Boden bis zum Beginn der Krümmung sind die Wandverdickungen der Bastzellen auf der

Oberseite stärker ausgebildet als auf der Unterseite, wo die Verdickungsschichten zwar auch vorhanden, doch dünner sind. Unterschiede in der Ausbildung des Kollenchyms und der Zellwände des Holzes sind nicht zu bemerken. In der Stelle der stärksten Krümmung sind die Wände der Bastzellen der konkaven Seite etwas, aber doch sehr deutlich, dicker als auf der konvexen Seite. Beim Kollenchym ist das Verhältnis umgekehrt, es ist auf der konkaven Seite stärker ausgebildet als im horizontalen Teile des Epikotyls. Oberhalb der Krümmung ist bis zu einer Entfernung von 3 cm das Kollenchym auf der Flanke der konkaven Seite weniger ausgebildet als auf derjenigen der konvexen Seite; weiter oberhalb ist die Ausbildung der Gewebe gleichmäßig.

Versuch 37.

Euphorbia heterophylla. Versuche von 12 tägiger Dauer. Am Grunde der Sprosse tritt die gewöhnliche Reaktion horizontal gelegter Sprosse auf; in der Mitte des horizontalen Teiles sind die Wände der Bast- und Holzzellen der Oberseite stärker verdickt als diejenigen der Unterseite, doch ist auch hier das Bastgewebe stark verdickt. Mit Beginn der Krümmung nimmt die Dicke der Zellwände des Bastes auf der Oberseite ab, ist in der Mitte der Krümmungszone — bei andern Versuchspflanzen auch nachher — geringer als die des Bastes der konvexen Seite und erreicht ihre geringste Ausbildung am Ende der Krümmungszone, um dann im vertikalen Teile des Sprosses wieder allmählich zur normalen Dicke zu gelangen. Die Ausbildung der Wanddicke der Bastzellen der konvexen Seite ist gleich der normalen, in einem Versuchsexemplare stärker als normal. Die Wanddicke der Holzzellen ist derjenigen der Bastzellen analog ausgebildet.

Versuch 38.

Abutilon Darwinii. 10- und 18 tägige Versuchsdauer. Krümmung im zweiten bis viertletzten Internodium.

Versuch von 10 tägiger Dauer. Außerlich sichtbare Veränderungen: Bei einem Objekte beginnt 7 mm vor der Krümmungsstelle eine Anschwellung des Organes, die auch im vertikalen Teile desselben noch 1 cm anhält; bei einem andern Objekte beginnt die Schwellung schon früher und dauert bis zur Spitze des Organes; bei einem dritten Objekte ist nur an der Stelle der stärksten Krümmung auf der konkaven Seite eine

Wucherung entstanden, und das Organ behält im übrigen normale Dicke. Die anatomische Untersuchung dieser Objekte ergab: In den älteren Teilen der horizontalen Sproßstücke hat sich Epitrophie des Holzes ausgebildet; diese geht bei den stark angeschwollenen Exemplaren bis kurz vor die Krümmungszone (8 u. 4 mm), bei den andern bis zur Krümmungszone selbst. Auch hier (zu Beginn der Krümmungszone) ist die kambiale Tätigkeit auf der Flanke der konkaven Seite größer als auf derjenigen der konvexen Seite, oberseits sind mehr Holzzellen neu gebildet, unterseits sind aber die Zellwände des Holzes deutlich stärker verdickt; ebenso sind die Zellwände des Bastes und des Kollenchyms unterseits dicker als oberseits. In der Krümmungszone treten auf der konkaven Seite Wucherungen der Rinde auf; an die Stelle des Kollenchyms tritt hier sehr dünnwandiges, großlumiges Parenchymgewebe. Die Wände der Bast- und Holzzellen sind wenig verdickt, auf der Gegenseite sind sie übernormal entwickelt, wie auch das Kollenchym der konvexen Seite die gleiche Ausbildung wie vor der Krümmungszone zeigt. Diese Unterschiede in der Ausbildung der Gewebe nehmen nach dem Ende der Krümmungszone wieder ab, sie sind in dem vertikalen Teile noch 1,5 cm lang bemerkbar, weiter spitzenwärts ist das Organ radiär gebaut, hat aber in zwei der Versuchspflanzen einen größeren Durchmesser als die normal gewachsenen Sprosse.

Versuch 39.

Blattstiele von *Helleborus niger* geben die gleichen anatomischen Veränderungen in der Ausbildung des Kollenchyms, solche von *Helleborus hybridus Hort.* zeigen außerdem vor, in und direkt über der Krümmungszone etwas stärkere Wandverdickungen der Bastzellen der konvexen Seite.

3. Erfolge bei rechtwinkligem Aufeinanderwirken von Schwerkraftsreiz und Krümmungsreiz.

a) Rechtwinklige Krümmung der Objekte in der Horizontalebene.

Versuch 40.

Ricinus communis. Die horizontal gelegten Objekte wurden 4 cm über der Austrittsstelle aus dem Boden rechtwinklig gebogen und nach weiteren 4 cm nochmals, aber in entgegengesetzter

Richtung, sodaß der obere Teil der Hypokotyle mit dem unteren parallel lief. Versuchsdauer: 8 Tage und 4 Wochen.

Beschreibung des vierwöchigen Versuches: Am Grunde der Hypokotyle, wo ja auch normalerweise die Ausbildung des Kollenchyms gering ist, zeigt sich in dessen Ausbildung kein Unterschied. Die Bastbündel der Oberseite bestehen aus weniger Zellen als diejenigen der Unterseite, doch sind die Zellwände der ersteren sehr stark verdickt (ebenso dick oder etwas stärker als an der gleichen Stelle der Kontrollpflanzen), während die Zellwände der letzteren fast unverdickt sind. Die Dicke der Zellwände des Bastes nimmt von der Mitte der Oberseite nach beiden Flanken hin gleichmäßig ab. Ebenso wie mit dem Baste verhält es sich mit der Holzbildung; die Zellen des Holzes haben auf der Oberseite starke Wandverdickungen, die auf den Flanken an Stärke abnehmen und unterseits fehlen.

In der ersten Krümmungszone ist das Rindenparenchym der konkaven Flanke großzelliger als auf der konvexen Flanke, wo auch stärkeres Kollenchym gebildet ist. Die anatomischen Veränderungen in Bast und Holz sind in der Mitte der Krümmungsstelle derart, daß die Zellwände dieser Elemente in der Mitte der Oberseite am stärksten verdickt sind, die Verdickuugen aber auf der konvexen Flanke weiter hinabreichen als auf der konkaven Flanke. Vgl. Fig. 11, p. 294, welche die verschiedene Ausdehnung der Gewebe sichtbar machen soll; ebenso soll die geringere Punktierung die Reduktion in der Ausbildung des Kollenchyms zeigen.

In dem zwischen den zwei Krümmungsstellen liegenden Stücke der Hypokotyle ist die Ausbildung der Gewebe gleich derjenigen am Grunde der Hypokotyle, die Differenzen sind etwas geringer. In der 2. Krümmungszone wiederholen sich die Erscheinungen der ersten, doch sind hier die Unterschiede im Kollenchym und Rindenparenchym der konvexen und konkaven Flanke größer, die Differenzen in den Wandverdickungen der Bast- und Holzzellen weniger ausgeprägt; spitzenwärts der 2. Krümmung herrscht die Reaktion der horizontalen Zwangslage.

Bei einem Versuche war in den Krümmungsstellen die stärkste Ausbildung der Wandverdickungen der Bastzellen seitlich nach der konvexen Flanke zu verschoben, ebenso diejenige der Kollenchym- und Holzzellen, bei letzteren in geringerem Grade. Hier erscheint die Reaktion als eine Resultante von Schwerkraftswirkung und Krümmungswirkung.

Versuche von kürzerer Dauer zeigen dieselben Unterschiede in der Ausbildung der Gewebe; verglichen mit normal gewachsenen Pflanzen lehren die Objekte, daß die Wandverdickungen der mechanischen Elemente da, wo sie am stärksten ausgebildet werden, der normalen Ausbildung voraneilen, daß aber das Gesamtwachstum durch diese gewaltsamen Eingriffe gehemmt wird.

Versuch 41.

Euphorbia heterophylla. Versuche von 10 tägiger Dauer. Im unteren Teile der Sprosse sind Kollenchym und Rindenparenchym auf Ober- und Unterseite gleichmäßig entwickelt. Die Zellwände der Bastzellen haben oberseits starke Verdickungen, die sich in mehreren Schichten deutlich abheben; diese Schichten sind auf der Unterseite zwar auch in gleicher Zahl vorhanden, doch sind dieselben nur halb so dick wie oberseits. Im Holzteile haben die Zellen der Oberseite starke Wandverdickungen, die auf der Unterseite gänzlich fehlen. 1 cm vor der Krümmung beginnen die für die Oberseite des basalen Teiles beschriebenen Wandverdickungen sich nach der konvexen Flanke zu verschieben, und in der Mitte der Krümmungszone ist die Wandstärke der Bastzellen in der Mitte der konvexen Flanke gleich derjenigen in der Mitte der Oberseite am Grunde des Sprosses. Analog verschieben sich die Wandverdickungen der Holz- und Kollenchymzellen. Auf der konkaven Seite dagegen ist die Ausbildung des Kollenchyms unterdrückt, an seine Stelle tritt großlumiges Parenchymgewebe; hier sind auch die Bast- und Holzzellwände fast ganz unverdickt. Die Rinde hat hier den 3—4 fachen Durchmesser derjenigen der konvexen Flanke, und diese Wucherungen greifen auf die Unterseite über; auf der Oberseite sind die Zellwände der mechanischen Gewebe wenig verdickt, auf der Unterseite lassen sich kaum Verdickungen der Zellwände bemerken. Vgl. Fig. 12, p. 294, die aus der Mitte der Krümmungszone genommen ist und die verschiedene Ausdehnung der Gewebe veranschaulichen soll. Nach der Krümmung treten allmählich dieselben Verhältnisse wieder ein, wie wir sie am Grunde der Sprosse und vor der Krümmungszone gesehen haben. In der zweiten Krümmung wiederholen sich die Erscheinungen der ersten Krümmung. Bei einer Versuchspflanze fand auch in der Krümmung die stärkste Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente auf der Oberseite statt, und es war nur eine geringe Verschiebung nach der konvexen Flanke bemerkbar; ich glaube

dies darauf zurückführen zu können, daß bei dieser Versuchspflanze der Radius des Krümmungsbogens fast so groß war wie der Radius des geotropischen Krümmungsbogens einer normalen Pflanze.

Versuch 42.

Abutilon Darwinii. Horizontal gelegte Sprosse wurden im drittletzten Internodium um einen vertikal stehenden Glasstab im rechten Winkel gebogen. Versuchsdauer 10 und 14 Tage.

Zwei bis drei Tage nach Beginn der Versuche zeigten sich schon äußerlich Veränderungen der Sprosse, indem vom vierten Internodium an eine Anschwellung auftrat, und das ursprünglich radiäre Organ im Querschnitte oval wurde, mit dem größten Durchmesser in der Richtung der Vertikalen. Die anatomische Untersuchung ergab: Epitrophie des Holzes und der Rinde in den älteren Sproßteilen bis zum Grunde des gebogenen Internodiums; hier sind die Gewebe quantitativ gleichmäßig entwickelt. Die Wandstärke der mechanischen Gewebe beginnt auf der konkaven Flanke abzunehmen, und die Rinde dieser Flanke bildet in der Mitte der Krümmungszone die typischen Wucherungen. Die mechanischen Elemente sind hier fast unverdickt. Auf der konvexen Flanke behalten diese die gleiche Wandstärke wie vor der Krümmungsstelle, in der Mitte der Krümmung ist sie sogar noch größer. Die Wandverdickungen nehmen auf der konvexen Flanke nach oben und unten fast gleichmäßig ab, nach oben etwas weniger schnell. Spitzenwärts der Krümmungszone gehen diese Veränderungen in diejenigen, welche durch horizontale Zwangslage hervorgerufen werden, über. Vgl. Fig. 13, p. 294, die halbschematisch einen Querschnitt aus der Mitte dieser Krümmungszone darstellt; die Figur soll die verschiedene Ausdehnung der Gewebe auf den verschiedenen Flanken zeigen.

b) Rechtwinklige Aufwärtskrümmung des unter 45° aus der Horizontalen aufsteigenden Sprosses.

Versuch 43.

Ricinus communis. Versuchsdauer drei Wochen. Am Grunde der Hypokotyle ist die Ausbildung der Wandverdickungen der Bastzellen auf Ober- und Unterseite annähernd gleich, minimal geringer auf der Unterseite. 1 cm vor der Krümmungsstelle sind die Bastzellen auf der Flanke der konvexen Seite stärker verdickt als auf der Gegenseite. Die Holzzellen haben auf der Flanke der

konvexen Seite starke Verdickungsschichten, die weder am Grunde der Hypokotyle noch auf der Flanke der konkaven Seite beobachtet wurden. In der Krümmungszone sind die Bastzellen auf der konvexen Seite stärker, auf der konkaven Seite schwächer als normal ausgebildet, jedoch immer noch stark verdickt. Nach der Mitte der Krümmungszone zu werden diese Unterschiede sehr schnell stärker, sodaß in der Mitte derselben auf der konkaven Seite kein Kollenchym gebildet ist, die Bastzellen unverdickt und die Holzzellen tangential gestreckt sind und sehr dünne, jedoch verholzte Wände haben. Auf der konvexen Seite ist das Kollenchym normal entwickelt, und die Bastzellwände sind stärker als normal verdickt, sodaß das Lumen fast verschwindet; die Holzzellen haben starke Wandverdickungen. In der oberen Hälfte der Krümmungszone tritt auf der konkaven Seite eine Wucherung der Rinde ein, die der bei horizontaler Zwangslage an der Stelle der größten geotropischen Reaktionsfähigkeit entstehenden gleichkommt; dieselbe wird über der Krümmungsstelle wieder schwächer, bleibt aber auf der unteren Seite des ganzen oberen Teiles des Hypokotyls bestehen. Hier sind die Unterschiede in Kollenchym-, Bast- und Holzzellen gleich denen in horizontaler Zwangslage gehaltener Sprosse.

Versuch 44.

Euphorbia heterophylla. Versuchsdauer 17 Tage. Am Grunde der Sprosse sind die Bastzellwände stark verdickt und geschichtet, unterseits bedeutend schwächer, fast unverdickt. Die Holzzellen haben auf der Oberseite starke Wandverdickungen, unterseits fehlen dieselben. Auf der Unterseite sind alle Gewebezellen größer als auf der Oberseite. Die gleichen Veränderungen bleiben bestehen bis zum Beginn der Krümmungszone. Hier sind die Wände der Bast- und Holzzellen auf der konvexen Seite stärker ausgebildet als auf der konkaven; auf letzterer Seite beginnen Wucherungen der Rindengewebe. In der Mitte der Krümmungszone sind die Zellwände der konvexen Seite stark, diejenigen der konkaven fast nicht verdickt. Diese Verhältnisse bleiben im ganzen übrigen Teile des Sprosses bestehen.

4. Versuche mit Eingipsen gekrümmter Sprosse.

Versuch 45.

Das Eingipsen der Objekte geschah nach der Pfefferschen Methode, wie schon p. 331 erwähnt wurde. Versuche in dieser

Weise wurden mit *Ricinus communis*, *Phaseolus multiflorus*, *Silphium* und *Levisticum officinale* angestellt. Die Objekte, kräftig wachsende Hypokotyle, Epikotyle und Sprosse, wurden kreisförmig gebogen und mit Ausnahme der Spitze vollkommen in einen Gipsblock gebettet. Mit Ausnahme der Wucherungen der Rindengewebe traten dieselben Erfolge wie bei uneingegipsten Objekten ein. Die Differenzen zwischen konvexer und konkaver Seite waren in allen Versuchen geringer, jedoch deutlich bemerkbar. Wurden die Versuche so angeordnet wie die übrigen Versuche mit kombinierten Wirkungen (z. B. rechtwinklige Krümmung des vertikalen Sprosses verbunden mit horizontaler Zwangslage), so konnten auch bei den eingegipsten Objekten die gleichen anatomischen Veränderungen beobachtet werden.

5. Versuche mit gespaltenen Objekten.

Versuch 46.

Ricinus communis (1). Drei Hypokotyle wurden von 5 mm unterhalb der Kotyledonen ab durch einen senkrechten, in die Mediane der Hypokotyle fallenden Längsschnitt gespalten. Die gespaltenen Objekte wurden derart gebogen und an Glasstäben befestigt, daß 4 cm über dem Boden ein rechter Winkel gebildet wurde, der übrige Teil horizontal lief und dann nach einer zweiten, der ersten entgegengerichteten rechtwinkligen Krümmung dem unteren Hypokotylteile parallel gerichtet war. In allen Hypokotylen war die Schnittfläche so gerichtet, daß sie in den Krümmungsstellen senkrecht zur Biegungsebene, im horizontalen Teile horizontal verlief. Die Versuche wurden am 4. Februar begonnen und am 10. April beendigt. In dem unteren, vertikalen Teile sind die Bastzellen in beiden Hälften gleich stark verdickt, ebenso die Wände der Holzzellen. In der Mitte der ersten Krümmungszone haben auf der konvexen Seite der oberen Hälfte die Bastzellen starke Wandverdickungen, die nach beiden Flanken gleichmäßig abnehmen. Ebenso haben die Holzzellen starke Wandverdickungen, die ebenfalls nach den Flanken, aber schneller als diejenigen der Bastzellen, abnehmen. Auf der konkaven Seite der unteren Hälfte haben hier die Bastzellen geringe Wandverdickungen, die nach den Flanken zu an Stärke zunehmen, ohne jedoch die Dicke derjenigen der Bastzellen der anstoßenden Bastbündel der oberen Hälfte zu erreichen. Die Wände der Holzzellen sind hier wenig verdickt, und

die Verdickungen nehmen nach den Flanken nur minimal zu. Im horizontalen Teile der Hypokotyle ist die Ausbildung der Zellwände des Bastes sowie des Holzes in der oberen Hälfte gleich der in der Mitte der Krümmungszone in der oberen Hälfte; die Wandverdickungen nehmen nach beiden Flanken gleichmäßig ab. Auf der unteren Hälfte sind die Wände der Bastzellen sehr dünn, eine feine Verdickungsschicht ist nur bei starker Vergrößerung sichtbar. Die Verdickungen der Wände nehmen nach den Flanken gleichmäßig zu und erreichen diejenigen der anstoßenden Bastbündel der Oberseite. Die untere Hälfte der zweiten Krümmung hat in der Mitte der konvexen Seite Bastzellen mit stark verdickten Wänden (die Verdickungen der Wände sind etwas schwächer als auf der oberen Hälfte der Oberseite des horizontalen Teiles des Hypokotyls). Diese Wandverdickungen nehmen nach den Flanken nicht ab. Auf der oberen Hälfte der 2. Krümmungszone sind die Zellwände der Bastzellen weniger stark als auf der Oberseite der gleichen Hälfte des horizontalen Teiles und etwas schwächer verdickt als diejenigen der unteren Hälfte der 2. Krümmungszone. Die Wandverdickungen der Holzzellen sind denen der Bastzellen analog. Im oberen, vertikalen Teile sind die Wandverdickungen der mechanischen Elemente allseitig gleich.

Versuch 47.

Ricinus communis (2). Hypokotyle wurden der Länge nach gespalten und in den Spalt ein ungefähr 1 cm breites Stück Fließpapier geschoben. $5^1/_2$ cm über der Austrittsstelle aus dem Boden wurden dieselben gebogen und der obere Teil in horizontaler Zwangslage gehalten. Auch hier war die Spaltfläche in der Krümmungszone senkrecht zu der Ebene der Biegungsrichtung und im horizontalen Teile horizontal gerichtet. Der in den Spalt gesteckte Filterpapierstreifen wurde von einem Topfgefäß aus feucht gehalten, und 1 cm basalwärts der Krümmungsstelle wurde ein zweiter Papierstreifen angebracht, von dem aus das überflüssige Wasser in ein untergestelltes Gefäß abträufeln konnte. Die Pflanzen gediehen gut und erlitten während der 2 monatigen Versuchsdauer keine Fäulnisschäden.

Am Grunde der Hypokotyle sind Kollenchym-, Bast- und Holzzellwände allseitig gleichmäßig ausgebildet. In der Krümmungszone kommen auf der konvexen Seite der oberen Hälfte Würzelchen zum Durchbruch (vgl. hierüber Noll 1900, p. 422). Die Zellwände

der Bast-, Kollenchym- und Holzzellen sind auf der Mitte der konvexen Seite der oberen Hälfte gleichmäßig normal verdickt, diese Wandverdickungen nehmen nach beiden Flanken gleichmäßig ab. Die Zellen des kambialen Holzes haben stärkere Wandverdickungen als diejenigen in Normalsprossen; die Verdickungsschichten derselben nehmen nach den Flanken nicht so schnell ab als diejenigen der Bastzellen. In der Mitte der konkaven Seite der unteren Hälfte sind die Bastzellwände wenig verdickt, eine innere Verdickungsschicht kaum nachweisbar. Die Verdickungen der Wände der Bastzellen nehmen auf beiden Flanken gleichmäßig zu, erreichen jedoch nicht die Stärke derjenigen der benachbarten Bastbündel der oberen Hälfte. Die Holzzellwände sind stark verdickt und nehmen nach den Flanken nur minimal an Stärke zu. Im horizontalen Teile haben wir dieselben anatomischen Unterschiede. Es entspricht hier die Oberseite der oberen Hälfte der konvexen Seite der oberen Hälfte der Krümmungszone usw. In der geotropisch reaktionsfähigen Zone des Hypokotyls sind die Bastbündel der unteren Hälfte ausgedehnter, die einzelnen Zellen größer als in der oberen Hälfte.

Versuch 48.

Ricinus communis (3). Versuchsanordnung wie bei *Ricinus communis* (1), Versuch 46; jedoch an horizontaler Klinostatenachse dauernd gedreht, eine Umdrehung in ca. 30 Minuten. Versuchsdauer 4 Wochen. Am Grunde des Hypokotyls sind die Wände der Bastzellen gleichmäßig verdickt, ebenso die Kollenchymzellen allseitig gleich entwickelt. In der ersten Biegungszone sind auf der konvexen Seite der äußeren Hälfte die Wandverdickungen der Bastzellen etwas geringer entwickelt als in der gleichen Hälfte am Grunde des Hypokotyls; die Wandverdickungen nehmen nach den Flanken ab; dagegen zeigt die Ausbildung des Kollenchyms eine Zunahme. Auf der konkaven Seite der inneren Hälfte der Krümmungszone sind die Bastzellen fast völlig unverdickt, und Kollenchym ist nicht zur Entwicklung gelangt. Die Wandverdickungen nehmen nach beiden Flanken zu. In dem senkrecht zur Klinostatenachse stehenden Teile des gespaltenen Hypokotyles sind die Wandverdickungen der mechanischen Gewebe gleichmäßig entwickelt, sowohl auf der vom Klinostaten abgewandten als auch auf der ihm zugewandten Hälfte. Die anatomischen Veränderungen der 2. Krümmungszone sind gleich denjenigen der 1. Krümmungszone, nur weniger deutlich ausgeprägt.

III. Anschließende Beobachtungen.

a) Verhinderung der heliotropischen Krümmung durch vertikale Zwangslage bei Hypokotylen von *Ricinus communis*.

Versuch 49.

Hypokotyle, die sich eben zu strecken begannen, wurden bis zu den Kotyledonen mit Stanniol umwickelt und vermittels einer Zugvorrichtung vertikal aufwärts gezogen. In dieser Stanniolscheide wurde der Länge nach ein enger Schlitz angebracht, der durch einen Spiegel beleuchtet wurde. Die im Sommer angestellten Versuche zeigten schon nach 4—5 Tagen deutliche Veränderungen der Wandverdickungen der mechanischen Gewebe. Es wurden Versuche von 10tägiger, 2- und 3wöchiger Dauer angestellt. Nach Beendigung der Versuche waren die Hypokotyle durch das Etiolement alle länger als die unter normalen Bedingungen gewachsenen Hypokotyle. Oberhalb der Stanniolscheide befand sich immer ein Sproßstück, das im diffusen Licht gewachsen war. Die heliotropische Krümmung ließ sich nicht immer vollständig vermeiden, wurde aber nach Möglichkeit unterdrückt, sodaß sie praktisch ohne Bedeutung ist.

Am Grunde der Hypokotyle waren die Bastzellen auf der belichteten Seite immer stärker in ihren Wandungen verdickt als diejenigen an der gleichen Stelle der Vergleichspflanzen. Die Verdickungen nahmen nach beiden Flanken gleichmäßig ab, waren jedoch auch auf der Gegenseite nicht vollständig unterdrückt. Unterschiede in der Ausbildung der Wandverdickungen der Holzzellen waren hier nicht zu bemerken. Kollenchym war allseitig gleichmäßig normal ausgebildet. In der Mitte des Hypokotyles, da wo sich bei einigen Versuchspflanzen eine kleine heliotropische Krümmung nicht vermeiden ließ, waren auf der belichteten Seite die Wandverdickungen der Bastzellen ebenso stark wie am Grunde der Hypokotyle ausgebildet, während auf der Gegenseite zwar mehr Bastfasern gebildet waren, deren Wände aber sehr wenig verdickt waren. Kollenchym ist auf der belichteten Seite stark, auf der Gegenseite nicht zur Entwicklung gelangt. Diese Differenzen bleiben auch weiterhin in dem ganzen einseitig belichteten Teile des Hypokotyles bestehen.

Über der Stanniolscheide nehmen die Unterschiede in der Ausbildung der Wandverdickungen sehr schnell ab. 2 cm oberhalb

derselben, 3 cm unterhalb der Kotyledonen, sind sie eben noch bemerkbar; oberhalb dieser Stelle ist der Querschnitt allseitig gleich.

Es ist nicht nötig, daß man ein Organ auf obige Weise behandelt, denn es wurde öfters gefunden, daß Kontrollpflanzen, die dicht an der Wand des Gewächshauses standen und an kleinen Stäben festgebunden waren, eine der obigen Reaktion fast gleiche Differenz der Gewebe gaben. Auch konnte man oft an Versuchen mit fixierter Lage (zB. rechtwinklige Biegung des vertikalen Sprosses usw.) die Einwirkung des Lichtes beobachten. So erklären sich auch die teilweisen Differenzen meiner Versuche mit den von Ball (1904, p. 333) angestellten.

b) Horizontalzug mit seitlicher Belichtung kombiniert bei *Ricinus communis*.

Versuch 50.

Junge Hypokotyle wurden in Töpfen, an denen die p. 330 beschriebenen seitlichen Ansätze angebracht waren, kultiviert und dann in horizontale Zwangslage gebracht. Über das Ganze wurde ein Dunkelkasten gesetzt, in dessen dem Lichte zugewandter Seite ein 2 mm breiter Schlitz angebracht wurde. Der Schlitz besaß die Länge des Hypokotyles und befand sich in gleicher Höhe mit demselben. Vermittels eines Spiegels wurden die Lichtstrahlen so dirigiert, daß sie nur die Flanke des Hypokotyls treffen konnten. Die Befeuchtung der Topferde geschah durch eine Röhre, die in den Ansatz des Topfes einmündete, durch eine Durchbohrung des Dunkelkastens hindurch ging und außerhalb desselben einen Trichter trug. Man hatte so den Vorteil, den Apparat während der ganzen Versuchsdauer ruhig stehen lassen zu können.

Die Versuche wurden nach drei Wochen abgebrochen, die Pflanzen waren etioliert, die Hypokotyle länger als normal, die Wandverdickungen der mechanischen Gewebe schwächer.

Am Grunde der Hypokotyle fand sich die stärkste Ausbildung der Wandverdickungen der Bastzellen in dem Winkel zwischen der Mitte der Oberseite und der Mitte der belichteten Flanke; das Maximum der Ausbildung entweder der Mitte der Oberseite oder der Mitte der Flanke näher gerückt. Die Wandverdickungen der Bastzellen reichen auf der belichteten Flanke fast bis auf die Mitte der Unterseite, auf der Gegenflanke nur bis zur Mitte der Flanke.

Holz- und Kollenchymzellen verhalten sich in der Ausbildung der Wandverdickungen analog.

Die Wandverdickungen der Bast- und Holzzellen nehmen sehr schnell ab, sodaß sie in der Mitte des Hypokotyls schon sehr schwach sind. Im oberen Teile der Hypokotyle bestehen die anatomischen Veränderungen nur in einer Verdickung des Kollenchyms zwischen Mitte der Oberseite und Mitte der belichteten Flanke und Unterdrückung desselben auf der Gegenseite, sowie in der bedeutend größeren Ausdehnung der Rindengewebe auf Unterseite und Gegenflanke.

Literatur-Verzeichnis.

1. 1803 u. 1811. Knight, Phil. trans. 1803, II, p. 280; 1811, p. 217. Eine Übersetzung dieser Arbeiten findet sich bei Treviranus, Physiologie der Gewächse 1835.
2. 1854. C. F. Schimper, Kurzes Referat von Alexander Braun in den Berichten der 31. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Göttingen 1854.
3. 1871. Nördlinger, Der Holzring als Grundlage des Baumkörpers, zitiert nach Pfeffer, Physiol., Bd. II, p. 125.
4. 1881. Detlefsen, Versuch einer mechanischen Erklärung des excentrischen Dickenwachstums verholzter Achsen. Beigabe zum Programm der großen Stadtschule zu Wismar.
5. 1882. Kny, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Berlin.
6. 1887. I. Wortmann, Zur Kenntnis der Reizbewegungen. Bot. Zeit., Bd. 45, p. 819ff.
7. 1888. Elfving, Zur Kenntnis der Krümmungserscheinungen. Öfversigt af Finska Vet. Soc. Förhandl., Bd. XXX.
8. 1888. Noll, Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Erscheinungen, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. Arb. d. bot. Inst. z. Würzburg, Bd. III, p. 531.
9. 1889. Wiesner, Biologie, Wien, p. 2.
10. 1892. —, Über das ungleichseitige Dickenwachstum des Holzkörpers infolge der Lage. Ber. d. d. bot. Ges., Bd. X, p. 608.
11. 1893. Hegler, Über den Einfluß von Zugkräften auf die Ausbildung und Festigkeit der Gewebe. Cohns Beitr. zur Biologie der Pfl., Bd. VI, p. 383, vgl. auch Ball 1904, p. 306.
12. 1893. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen. Bd. XX der Abhandl. der kgl. sächs. Akad. d. Wiss., p. 239, 399.
13. 1894. Newcombe, Botanic. Gazette, Bd. 19, p. 149ff.
14. 1895. Wiesner, Über Trophien nebst Bemerkungen über Anisophyllie. Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XIII, p. 488 u. 490.
15. 1896. —, Experimenteller Nachweis paratonischer Trophien beim Dickenwachstum des Holzes der Fichte. Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XIV, p. 180f.

16. 1897. Büsgen, Bau und Leben der Waldbäume. Jena.
17. 1898. Ricome, Recherches experimentales sur la symetrie des rameaux floreaux. Ann. des sc. nat., Série VIII, tome VII.
18. 1899. Meischke, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXIII, p. 362.
19. 1900. Noll, Der Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landw. Jahrbücher, Bd. 29, p. 422.
20. 1902. J. Massart, Sur l'irritabilité des plantes supérieures, Mem. cour. de l'acad. roy. de Belgique, p. 36ff.
21. 1902. Vöchting, Zur experimentellen Anatomie. Nachr. der kgl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, Bd. 38, Heft 5, Sep.-Abdr. p. 5.
22. 1904. Ball, Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXIX, p. 306, 327ff.
23. 1904. Jost, Pflanzenphysiologie, p. 537.
24. 1904. Keller, Über den Einfluß von Belastung und Lage auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Diss. d. Univ. Kiel.
25. 1904. Pfeffer, Physiologie, Bd. II, die betr. §§.
26. 1905. Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XLI, Heft 2 u. 3, p. 233ff.

Oxydative Stoffwechselvorgänge bei pflanzlichen Reizreaktionen.

(I. Abhandlung.)

Von

Friedrich Czapek,

unter Mitwirkung von

Rudolf Bertel.

(Ausgeführt mit Unterstützung der Gesellschaft zur Förderung Deutscher Wissenschaft, Kunst und Literatur in Böhmen.)

I. Allgemeine Orientierung.

Ein Überblick über den heutigen Stand der Physiologie tierischer Reizbewegungen zeigt uns, daß es unabhängig von der direkten Beobachtung der Bewegungsaktion selbst, exakt möglich ist, eine Reihe physikalischer und chemischer Prozesse festzustellen und messend zu verfolgen, welche mit der Reizaktion in sicherer Beziehung stehen, aber durch das menschliche Auge und dessen verfeinernde Hilfsmittel nicht wahrgenommen werden. So wissen wir vom tierischen Muskel im Zustande der Tätigkeit, daß er gegenüber dem ruhenden Muskel eine Temperaturerhöhung aufweist, und auch Änderungen im elektrischen Verhalten (negative Schwankung im Demarkationsstrom) zeigt; der tätige Muskel hat gesteigerte Atmung, er verbraucht mehr Glykogen als der ruhende Muskel, er weist eine Ansammlung von Milchsäure auf. Wenn im Nerven im Zustande der Reizung auch keine Stoffwechselveränderungen bisher nachgewiesen werden konnten, so kennen wir doch wenigstens seit langer Zeit die negative Schwankung des Längsschnitt-Querschnittstromes bei tetanischer Erregung des Nerven.

Demgegenüber sind die Kenntnisse von den physikalischen und chemischen Vorgängen, die mit den Reizbewegungen der Pflanzen verknüpft sind, noch äußerst primitiv zu nennen. Es ist nicht zu leugnen, daß die Eigenart des Untersuchungsmaterials

hier viele experimentelle Schwierigkeiten mit sich bringt, die sich besonders bei den thermischen und elektrischen Versuchen zeigen, wie ich aus eigener Erfahrung weiß. Doch selbst bei der Aufdeckung von Stoffwechselprozessen, welche mit pflanzlichen Reizbewegungen einhergehen, war der Anfang nicht leicht, und der Zufall spielte bei meinen ersten Tastversuchen eine sehr bedeutende Rolle.

Bis zum Jahre 1897 waren überhaupt nur in den äußerlich sichtbaren Reizreaktionen der Pflanzen Kennzeichen für stattgefundene Reizung geboten gewesen. So konnte man geotropische Reizbarkeit eines Organs nur aus dem regelmäßigen Auftreten einer deutlichen Krümmung oder einer anderen Reaktion nach geotropischer Reizung erschließen. Trat nun keine Krümmung auf, so war für den kritischen Beobachter der Versuch resultatlos; es mußte unentschieden gelassen werden, ob das Organ den geotropischen Reiz überhaupt niemals perzipiert, ob es nur unter den gebotenen Versuchsbedingungen nicht perzipieren kann; ob es perzipiert, aber temporär aktionsunfähig ist oder schließlich ob die Reizgröße kein wirksames Maß besitzt. Durch eine längere Reihe von Versuchen mit möglichster Abänderung der Bedingungen kam man endlich, wenn fortgesetzt negative Befunde erzielt wurden, zur Alternative, daß entweder das Organ überhaupt nicht reizbar ist, also den Reiz nicht perzipiert, oder daß es reaktionsunfähig ist. Entscheiden ließ sich aber dieses Dilemma nicht weiter. Auf meiner Suche nach objektiv und unabhängig von der äußerlich sichtbaren Reizreaktion nachweisbaren Teilvorgängen pflanzlicher Reizprozesse fand ich nun die ersten Anhaltspunkte im November 1897 in gewissen unverkennbaren Differenzen auf, welche geotropisch gereizte und ungereizte Wurzelspitzen der Keimlinge von *Vicia Faba major* in mikroskopischen Schnitten gegenüber einer Reihe von Reagentien zeigen. Ich habe hierüber im Dezember 1897 zuerst kurzen Bericht erstattet[1]).

Die Beobachtung bestand darin, daß die Wurzelspitzenlängsschnitte aus gereizten Objekten nach Kochen mit ammoniakalischer $AgNO_3$-Lösung und Zerdrücken auf dem Objektträger ihre Zellen dunkler braun gefärbt zeigten als bei Präparaten aus ungereizten Spitzen; daß ein mit NaOH alkalisch gemachter Zellbrei aus ge-

1) Czapek, Bericht. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XV (1897), p. 516. Wesentlich dasselbe auch in diesen Jahrbüchern, Bd. XXXII (1898), p. 208, im Rahmen einer größeren Arbeit.

reizten Spitzen beim Stehen der Probe sich immer stärker rötlichbraun färbte als ein gleich behandelter Zellbrei aus ungereizten Wurzelspitzen; daß endlich Guajaktinktur oder eine reduzierte Indigkarminlösung oder eine soda-alkalische Mischung von α-Naphthol und Para-Phenylendiamin die Längsschnitte unverkennbar schwächer bläuten, respektive violett färbten, wenn die Schnitte gereizten Wurzeln entstammten, als wenn sie aus ungereizten Wurzeln angefertigt waren. Die vorläufige chemische Orientierung ergab, daß die $AgNO_3$ reduzierende Substanz ein phenolartiger Stoff ist, und daß die letzterwähnten Farbenreaktionen durch eine Oxydase des Wurzelspitzengewebes bedingt sind. Warum die Oxydasenreaktion vermindert ist nach geotropischer Reizung, und ob die Ag-Reaktion in irgend einer Beziehung zum Ausfall der Oxydasenreaktion steht, ließ sich in keiner Weise feststellen. Da diese quantitativen chemischen Differenzen sicher lange vor dem ersten makroskopischen Sichtbarwerden der geotropischen Wurzelkrümmung nachweisbar sind, und zudem in der Wurzelspitze selbst, welche an der Krümmungsreaktion nur in geringem Maße beteiligt ist, so waren diese ersten Beobachtungen immerhin von größerem Interesse.

Mein Wunsch war es nun, die gefundenen chemischen Differenzen geotropisch gereizter Wurzeln gegenüber ungereizten Organen zahlenmäßig auszudrücken. Zur Auffindung einer brauchbaren Methode bot sich aber lange Zeit kein Anhaltspunkt. Im Laufe von Versuchen, die Protoplasmaverbindungen zwischen den Zellen der Wurzelspitze nachzuweisen, ließ ich 1901 meinen damaligen Assistenten Herrn R. Bertel Lupinenwurzeln unter dem Luftpumpenrezipienten mit wässerigen Lösungen injizieren. Diese Objekte zeigten nun, gelegentlich in frischem Zustande mikroskopisch untersucht, im oberen Teile der Wurzel, aber auch in dem jüngsten Teile der Wachstumzone, zahlreiche Sphärokristalle in die Zellen eingelagert. Alsbald stellte es sich heraus, daß Narkose mit Chloroform, Äther oder Alkoholdampf binnen wenigen Stunden denselben Effekt äußert [1]). Die chemische Untersuchung dieser bei Asphyxie oder Narkose auftretenden kristallinischen Ausscheidungen ergab, daß es sich um Tyrosin handelt.

Mir fiel nun sofort auf, daß diese Tyrosinausscheidungen in der Wurzel eben in denjenigen Regionen lokalisiert sind, wo man die Silberreduktion nicht findet. Versuche meines Mitarbeiters zeigten

---

1) Vgl. R. Bertel, Bericht. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XX (1902), p. 454.

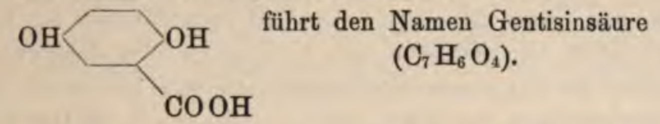
alsbald die Richtigkeit dieser Sache. Nun lag es nahe, an einen genetischen Zusammenhang der silberreduzierenden Substanz mit dem Tyrosin zu denken. Derselbe ließ sich in der Tat sofort erweisen, als die Chloroformnarkose der Wurzeln einige Tage lang fortgesetzt wurde. Schon nach 24 stündiger Narkose zeigten sich die Tyrosinsphärite an Zahl vermindert, und in den tyrosinhaltigen Wurzelpartien war eine deutliche Silberreduktion zu erzielen. Nach 3—4 Tagen der Chloroformeinwirkung bei 28° C waren die Tyrosinsphärite fast gänzlich verschwunden, und die Silberreduktion ließ sich äußerst intensiv in allen Partien der Wurzeln beobachten. Es war durch diese Versuche nicht nur fast erwiesen, daß die silberreduzierende Substanz aus dem Tyrosin gebildet wird, sondern auch daß dieser Tyrosinabbau durch ein in den Lupinenwurzeln vorkommendes Enzym bewerkstelligt wird. In weiteren Versuchen wurden die Lupinenwurzeln zu Brei verrieben und dieser Organbrei mit Chloroform versetzt der aseptischen Autolyse überlassen. Zu Beginn des Versuches gaben einige Tropfen des Filtrates hiervon deutliche Millonsche Reaktion, aber keine Silberreduktionsprobe. Nach 2—3 mal 24 Stunden war die Millonsche Reaktion verschwunden, und starke Reduktion von ammoniakalischer Silbernitratlösung beim Erwärmen zu konstatieren. Nun wurde reines Tyrosin von Merck-Darmstadt der Probe zugefügt, so daß wiederum sehr starke Millonsche Reaktion erzielbar war. Nach 2—3 Tagen war die Millonsche Probe neuerlich negativ, also auch dieses Tyrosin verschwunden. Der Wurzelbrei nahm während des Stehens eine braun-rote Färbung an, welche nach künstlichem Tyrosinzusatze besonders stark wurde.

Diese Erscheinungen ließen sich an der Hand der bereits bekannten biochemischen Tatsachen ohne weiteres verstehen. Besonders die Untersuchungen von Wolkow und Baumann[1]) waren für uns von entscheidender Wichtigkeit. Seit langer Zeit kannte man eine Stoffwechselanomalie des Menschen, welche darin besteht, daß der Harn sich auf Alkalizusatz dunkelbraun färbt, und daß er sehr stark ammoniakalische Silberlösung reduziert. Diese häufig familienweise und bei Konsanguinität der Eltern auftretende, übrigens unschädliche Abnormität wird, seit Bödeker (1859) die verursachende Substanz als „Alkapton“ benannt hat, als „Alkaptonurie“ bezeichnet. Nachdem später eine Reihe von Autoren

---

1) M. Wolkow und E. Baumann, Zeitschr. physiol. Chem., Bd. XV (1891), p. 228.

das „Alkapton" für wahrscheinlich identisch mit Brenzkatechin erklärt hatten, gelang es Kirk[1]) 1889 aus einem Alkaptonharn eine einbasische kristallisierbare Säure $C_9H_{10}O_5$ von dem analytischen Verhalten des „Alkapton" darzustellen, welche ihr Entdecker Uroleucinsäure nannte. Huppert[2]) sprach die Uroleucinsäure als eine Trioxyphenylpropionsäure an. Wolkow und Baumann (a. a. O.) wiesen 1891 nach, daß im Alkaptonharne regelmäßig eine von der Uroleucinsäure verschiedene stark reduzierende Substanz auftritt, welche unter Schwierigkeiten kristallisiert dargestellt werden konnte. Die Analyse führte zu der Formel $C_8H_8O_4$; die Substanz erwies sich als einbasische Phenolsäure mit zwei Phenolhydroxylen. Sie mußte nach ihrem chemischen Verhalten als die vom Hydrochinon ableitbare Dioxyphenylessigsäure angesehen werden. Die Hydrochinonkarbonsäure:



führt den Namen Gentisinsäure ($C_7H_6O_4$).

Die aus Alkaptonharn isolierte Säure ist nach Baumanns Feststellungen das Homologon der Gentisinsäure, und wurde der Tiemannschen Nomenklatur zufolge als Homogentisinsäure bezeichnet; ihre Konstitution ist:

OH⟨ ⟩OH $= C_8H_8O_4$

$CH_2 \cdot COOH$

Wichtig zur Identifizierung und Isolierung der als reine Säure nicht leicht kristallisierenden Homogentisinsäure ist ihr Äthylester $C_8H_7O_4 \cdot C_2H_5$, eine aus heißem Wasser umkristallisierbare, als farblose Prismen erhältliche Verbindung vom Schmelzpunkt 119 bis 120 °C. Seine Anwendung zum Homogentisinsäure-Nachweis hat in neuerer Zeit Er. Meyer[3]) mit Recht warm empfohlen.

Wolkow und Baumann zeigten nun, daß beim normalen Menschen per os eingeführtes Tyrosin vollständig abgebaut wird, und weder als unverändertes Tyrosin im Harne wiedererscheint, noch auch zu einem Auftreten von nachweisbaren Mengen Homo-

---

1) R. Kirk, Journ. of Anatomy and Physiol., Vol. XXIII (1889), p. 69.

2) H. Huppert, Analyse des Harns. Wiesbaden 1890, p. 153.

3) Erich Meyer, Deutsch. Archiv f. klin. Mediz., Bd. LXX (1901), p. 443.

gentisinsäure im Harn Anlaß gibt. Der Stoffwechsel der mit Alkaptonurie behafteten Individuen besitzt im Gegensatze hierzu nach Baumann die Eigentümlichkeit, daß per os zugeführtes Tyrosin zu einer Vermehrung der Homogentisinsäure-Ausscheidung im Harn Anlaß gibt, so daß man zu der Annahme geführt wird, daß die Homogentisinsäure ein intermediäres Produkt des Tyrosinstoffwechsels, beziehungsweise des Eiweißabbaues ist. Die Alkaptonurie ist eben eine Stoffwechselanomalie, welche darin besteht, daß das aus dem Abbau des Nahrungseiweißes hervorgegangene (oder künstlich zugeführte) Tyrosin nicht wie normal unter Sprengung des Benzolringes gänzlich verbrannt wird, sondern daß der Tyrosinabbau auf einer Zwischenstufe stehen bleibt: nämlich bei der Homogentisinsäurebildung. Die Homogentisinsäure ist nach dieser Auffassung ein normales Eiweiß-Tyrosinabbauprodukt, welches jedoch in der Norm sich nie in nachweisbarer Menge im Körper anhäuft. Daß bei Alkaptonurie tatsächlich Tyrosinzufuhr eine Vermehrung der Homogentisinsäureausscheidung hervorruft, haben Nachuntersuchungen von Embden [1]), E. Meyer [2]), Mittelbach [3]) und anderen medizinisch-chemischen Forschern ergeben. Die Uroleucinsäure, welche in so großer Menge, wie in dem Kirkschen Falle, nicht mehr als Stoffwechselprodukt beobachtet wurde, scheint den Untersuchungen von Huppert [4]) zufolge aber doch als Begleiter der Homogentisinsäure öfter vorzukommen. Da Huppert nachwies, daß Kirks Uroleucinsäure $C_9H_{10}O_5$ als die vom Hydrochinon abstammende Dioxyphenylmilchsäure aufzufassen ist:

OH⟨ ⟩OH (Benzolring)
CH₂—CHOH—COOH

$$\mathrm{OH}\langle\;\rangle\mathrm{OH}\quad \backslash\; \mathrm{CH_2{-}CHOH{-}COOH}$$

so stehen Uroleucin- und Homogentisinsäure miteinander in naher chemischer Beziehung. Da überdies die Seitenkette der Uroleucinsäure mit der desamidierten Seitenkette des Tyrosins identisch ist,

---

1) H. Embden, Zeitschr. f. physiol. Chem., Bd. XVII, p. 182 (1893) und Bd. XVIII, p. 304 (1894).

2) Erich Meyer, Deutsch. Arch. f. klin. Mediz., Bd. LXX, p. 443 (1901).

3) Mittelbach, ebenda Bd LXXI, p. 61 (1901).

4) H. Huppert, Zeitschr. f. physiol. Chem., Bd. XXIII (1897), p. 412. Vgl. auch Langstein u. Erich Meyer, Deutsch. Arch. klin. Mediz., Bd. LXXVIII (1903), p. 161.

so könnte die Uroleucinsäure eine intermediäre Stufe des Tyrosinabbaues sein:

Tyrosin:	Uroleucinsäure:	Homogentisinsäure:
OH	OH	OH
(Benzolring)	(Benzolring)	(Benzolring)
CH_2	OH CH_2	OH CH_2
$CHNH_2$	$CHOH$	$COOH$
$COOH$	$COOH$	

Dabei bleibt es allerdings noch völlig unerklärt, warum bei der Oxydation des Tyrosins eine Deplacierung der Seitenkette aus der p-Stellung in die m-Stellung zur Phenolhydroxylgruppe eintritt.

So wie Wolkow und Baumann für das Tyrosin zeigten, daß es bei Alkaptonurie zu Homogentisinsäure abgebaut wird, so konnten Falta und Langstein[1]) ein analoges Verhalten für das Phenylalanin dartun. Unter den Zerfallsprodukten des Nahrungseiweißes sind es also Tyrosin und Phenylalanin, welche bei Alkaptonurie zur Homogentisinsäureausscheidung Anlaß geben. Phenylessigsäure, Phenylpropionsäure und andere nicht hydroxylierte aromatische Säuren geben nach Embden, Mittelbach, sowie Neubauer und Falta[2]) keine Homogentisinsäurevermehrung bei Alkaptonurie. Ebenso sind Monophenolsäuren, wie die Cumarsäuren und Cumarin den letztgenannten Forschern zufolge wirkungslos. Hingegen konnte nach Darreichung von Phenyl-α-oxypropionsäure und Phenylbrenztraubensäure vermehrte Ausscheidung von Homogentisinsäure beobachtet werden.

Es könnte sich somit nach Falta[3]) der sukzessive Abbau des Phenylalanins zu Homogentisinsäure ganz wohl nach dem folgenden Schema abspielen:

---

1) W. Falta u. L. Langstein, Zeitschr. f. physiol. Chem., Bd. XXXVII, p. 513 (1903); Falta, Deutsch. Arch. klin. Mediz., Bd. LXXXI, p. 231 (1904).

2) O. Neubauer u. W. Falta, Zeitschr. f. physiol. Chem., Bd. XLII, p. 81 (1904).

3) W. Falta, Biochem. Zentralbl., Bd. III, p. 173 (1904).

Phenylalanin → Phenyl-α-oxypropion-säure → Uroleucinsäure → Homogentisinsäure

(unter Abspaltung v. NH_3 und Aufnahme von H_2O)

Phenylalanin	Phenyl-α-oxypropionsäure	Uroleucinsäure	Homogentisinsäure
C_6H_5	C_6H_5	C_6H_3 (OH, OH)	C_6H_3 (OH, OH)
CH_2	CH_2	CH_2	CH_2
$CHNH_2$	$CHOH$	$CHOH$	$COOH$
$COOH$	$COOH$	$COOH$	

Da das Tyrosin p-Oxyphenylalanin ist, so könnte möglicherweise dieses Schema auch auf das Tyrosin erweitert werden. Doch ist mir die Berechtigung hierzu noch zweifelhaft. Als ich die grundlegenden Versuche über den Tyrosinstoffwechsel der Pflanze anstellte [1]), war allerdings nur die Arbeit von Wolkow und Baumann eine Stütze; die übrige Literatur ist neuesten Datums, und viele Forscher haben umgekehrt bereits aus unseren botanischen Erfahrungen Nutzen gezogen. Immerhin boten die Erfahrungen über Alkaptonurie schon vor Jahren einen Hinweis dafür, daß die aus Tyrosin in den Lupinenwurzeln hervorgehende Substanz mit Homogentisinsäure identisch sein könnte. Selbst auf botanischem Gebiete lag ein Fingerzeig in einer Mitteilung von Gonnermann [2]) vor, welche darauf aufmerksam gemacht hatte, daß die Dunkelfärbung des Zuckerrübensaftes an der Luft mit einer Bildung von Homogentisinsäure zusammenhängt.

Für Tyrosin spaltende Enzyme war auf pflanzenphysiologischem Gebiete vor fünf Jahren schon etwas mehr bekannt geworden. Bourquelot und Bertrand [3]) hatten eine solche pflanzliche Tyrosinase zuerst in Hymenomycetenfruchtkörpern aufgefunden. Über dieses Enzym handeln sodann weitere Mitteilungen von Bertrand [4]), Harlay [5]) und Gessard [6]). Bertrand [7]) machte

1) F. Czapek, Bericht. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XX, p. 464 (1902), R. Bertel, ebenda p. 454.

2) M. Gonnermann, Pflüg. Archiv, Bd. LXXXII, p. 289 (1900).

3) E. Bourquelot u. G. Bertrand, Journ. Pharm. et Chim., Sér. 6, Tom. III, p. 177 (1896).

4) G. Bertrand, Compt. rend., CXXIII, p. 463 (1896).

5) Harlay, Journ. Pharm. Chim., Sér. 6, Tom. IX, p. 225 u. 425 (1899). Ibid., Tom. XI, p. 172 (1900).

6) C. Gessard, Annal. Instit. Pasteur, Tom. XV, p. 593 u. 817 (1901).

7) G. Bertrand, Compt. rend., Tom. CXXII, p. 1215 (1896).

sodann die Beobachtung, daß bei der Verfärbung des Zuckerrübensaftes an der Luft ein auf Tyrosin wirksames Enzym beteiligt ist, und fand Tyrosinase in den Knollen von *Dahlia* auf. Die Zuckerrübentyrosinase wurde ferner in den Studien von Epstein[1]) und Gonnermann[2]) behandelt. Bourquelot und Hérissey[3]) legten den Zusammenhang der Schwarzfärbung der Fruchtschalen von *Vicia Faba* mit Tyrosinase dar. Schließlich ist auch bakterielle Tyrosinase durch die Untersuchungen von Gessard[4]) und Lehmann[5]) bekannt geworden. Daß im Tierreiche vielfach Tyrosinase aufgefunden worden ist, sei hier nur kurz erwähnt.

In allen diesen Tatsachen war nun die Basis für eine weitere Verfolgung der die geotropische Wurzelkrümmung begleitenden Stoffwechselvorgänge gegeben. Eine direkte Parallele zu der pflanzliche Reizerscheinungen begleitenden Alteration des Tyrosinstoffwechsels kennt allerdings die Tierphysiologie bis heute noch nicht.

II. Die Silber reduzierende Substanz der Wurzeln von *Lupinus albus*.

Zum Studium des Tyrosinstoffwechsels von Keimwurzeln erwies sich *Lupinus albus* als ein vortreffliches Objekt. Tyrosin und dessen Ag reduzierender Abkömmling fehlen wohl nirgends, jedoch war im Zustande der Narkose die Tyrosinausscheidung kaum bei einem anderen Objekte so reichlich wie bei der Wurzel der weißen Lupine, so daß man auch ohne Zusatz von reinem Tyrosin aus diesen Wurzeln leicht größere Mengen der $AgNO_3$ reduzierenden Substanz zum Zwecke der Identifizierung bereiten konnte. Die größten Quantitäten der $AgNO_3$ reduzierenden Substanz bilden sich im Wurzelhalse des Lupinenkeimlings; im obersten dicken Teile der Wurzel, welcher später die Nebenwurzeln hervorbrechen läßt, bis zur Grenze des Hypokotyls. Aus diesen Teilen der Keimlinge wurde auch regelmäßig die benötigte Substanz dargestellt, nachdem es sich ergeben hatte, daß die silberreduzierende Substanz in den Zellen der Wurzelspitze in ihrem Verhalten auf das genaueste mit dem reduzierenden Stoffe in den oberen Teilen der Wurzeln übereinstimmt.

1) St. Epstein, Archiv f. Hygine, Bd. XXXVI, p. 1490.

2) M. Gonnermann, Pflüg. Archiv, Bd. LXXXII, p. 289 (1900).

3) E. Bourquelot u. Hérissey, Journ. Pharm. Chim., Sér. 6, Tom. VIII, p. 385 (1898).

4) C. Gessard, Compt. rend. Soc. Biolog., Sér. X, Tom. V, p. 1033 (1898).

5) K. B. Lehmann, München. medizin. Wochenschr., Bd. XLIX, p. 340 (1902).

Zur Gewinnung der silberreduzierenden Abbauprodukte des Tyrosins wurden etwa 3—4 cm lange Lupinenwurzeln nach Entfernung der Kotyledonen in größerer Menge in ein Glas gebracht, welches nach Zufügen von Chloroform wohlverschlosssen drei Tage bis eine Woche im Brutschranke stehen blieb. Die Wurzeln wurden sodann im Mörser zerquetscht und (unter Zusatz von Glaspulver) möglichst gut verrieben. Der entstandene dicke Brei wurde nun mit 96 % Alkohol gut ausgekocht. Wenn dieser alkoholische Extrakt eingeengt und mit Wasser verdünnt wird, dann nach Verjagen des Alkohols auf dem Wasserbade die wässerige Lösung filtriert wird, so befindet sich die Gesamtmenge der silberreduzierenden Substanz im Filtrate in wässeriger Lösung. Diese Lösung reagiert schwach sauer, ist hellbraun gefärbt, reduziert sehr stark ammoniakalische Silberlösung und dunkelt an der Luft auch bei schwach saurer Reaktion merklich nach. Zucker ist in dieser Lösung nur in Spuren, selbst bei Verarbeitung großer Mengen von Wurzeln, enthalten.

Zum Vergleiche stellte ich mir ferner aus frischen Wurzelspitzen verschiedener Keimlinge, nicht nur von *Lupinus*, wiederholt Lösungen der silberreduzierenden Substanz nach der eben beschriebenen Methode dar und prüfte ihre qualitativen Reaktionen. Dieselben waren in allen Fällen genau dieselben. Nur vermochte ich der geringeren Materialmenge halber nicht mehr in solchen Extrakten auch nur Spuren von Zucker nachzuweisen. Ich darf mich daher darauf beschränken eine für alle Fälle geltende Zusammenstellung einiger Reaktionen der Extrakte zu geben, welche ich den Reaktionen reiner Homogentisinsäurelösung nach Wolkow und Baumann (a. a. O.) gegenüberstelle.

Reduzierender Stoff aus Wurzelspitzen.	Reine Homogentisinsäure.
1. Mit Alkalien je nach der Konzentration der Lösung eine rötlichgelbe oder rotbraune oder dunkelbraune Färbung.	1. Mit NH_3 oder NaOH oder Na_2CO_3 tritt sofort Braunfärbung oder Schwärzung ein.
2. Ammoniakalische Silberlösung wird in der Kälte langsam, bei gelindem Erwärmen augenblicklich unter Schwarzfärbung reduziert.	2. Augenblickliche Reduktion von ammoniakalischer Silbernitratlösung.

3. Fehlings Lösung wird in der Kälte gar nicht, beim Kochen nur wenig reduziert.	3. Fehlings Lösung wird in der Kälte langsam, schnell beim Erwärmen reduziert.
4. Eisenchlorid erzeugt Grünfärbung; Eisenvitriol gibt violette Färbung.	4. Rasch vorübergehende Blaufärbung mit Eisenchlorid.
5. Millons Reagens gibt beim Erwärmen einen gelbrötlichen Farbenton.	5. Gelbe Reaktion mit dem Millonschen Reagens.
6. Bleiacetat fällt.	6. Niederschlag mit Bleiacetat.

Die Reaktionen sind, wie man sieht, recht ähnlich; doch reduzierten unsere Extrakte offenbar schwächer als reine Homogentisinsäure, und dann scheint eine Differenz in der Eisenreaktion zu bestehen. Wir haben es ja hier mit einem Gemische verschiedenartiger Stoffe zu tun, wodurch die Reaktionen vorhandener Homogentinsäure verdeckt werden können. Wenn ich auch die dahinzielenden Nachforschungen noch nicht abgeschlossen habe, so muß ich doch bereits hier darauf aufmerksam machen, daß möglicherweise in diesen Extrakten Intermediärprodukte des Tyrosinstoffwechsels außer Homogentisinsäure enthalten sind. Vielleicht ist es beachtenswert, daß die oben erwähnte Uroleucinsäure eine grüne Reaktion mit Eisenchlorid gibt, ähnlich wie die Wurzelspitzenextrakte. Dieses Thema bleibt noch näher zu verfolgen. Kristallinische Substanzen waren aus den untersuchten Extrakten bisher auf keine Weise zu erhalten.

Um bezüglich der Gegenwart von Homogentisinsäure in den Extrakten entscheidendes zu erfahren, nahmen wir unsere Zuflucht zu der bereits von Wolkow und Baumann angewendeten, späterhin besonders durch Er. Meyer empfohlenen Darstellung des Homogentisinsäureäthylesters aus dem Rohextrakte. Zu diesem Zwecke wurde das silberreduzierende Extrakt in absolutem Äthylalkohol gelöst, die Lösung gut in Schnee eingekühlt und nun reine gasförmige Salzsäure in großem Überschusse eingeleitet. Nach 24-stündigem Stehen wurde Wasser hinzugefügt, die Flüssigkeit durch Eintragen von Natriumkarbonat alkalisch gemacht, und sodann mit Äther ausgeschüttelt. Der Äther hinterließ nach Abdunsten einen braunen, sirupösen Rückstand, in welchen reichlich Kristalle eingebettet waren. Durch Umkristallisieren aus heißem Wasser und Waschen mit Alkohol wurden die letzteren völlig rein erhalten. Die farblosen Prismen schmolzen bei 120° (unkorr.) und gaben

alle oben angegebenen Reaktionen; Verbrennungsanalysen konnten der geringen Substanzmenge wegen nicht ausgeführt werden. Wenn auch außer der chemischen Untersuchung die vergleichend physiologische Erfahrung für die Annahme spricht, daß in unseren Extrakten Homogentisinsäure vorhanden war, so wird der exakte analytische Nachweis für das Vorkommen der Säure doch noch zu erbringen sein. Wie schon bemerkt, werden sodann weitere chemische Untersuchungen noch Aufklärung über die mit der Homogentisinsäure gemeinsam in den Extrakten der Lupinenwurzeln vorkommenden Stoffe zubringen haben. Ich vermute, daß noch andere Dioxyphenolsäuren nachweisbar sein werden. Der Ausfall der Millonschen Probe macht Monoxyphenolsäuren unwahrscheinlich.

Da Wolkow und Baumann bereits gezeigt hatten, daß eine brauchbare Methode zur Bestimmung der Homogentisinsäure durch Titration mit Silbernitrat erreichbar ist, war die nächste Aufgabe, die ich mir stellte, die als Homogentisinsäure angesprochene Substanz der Wurzeln quantitativ bei gereizten und ungereizten Wurzeln zu bestimmen, von vorneherein eine lösbare. In der Tat konnte ich die Methode von Baumann mit geringen Modifikationen für meine Zwecke verwenden.

Es zeigte sich, daß für eine genaue Homogentisinsäurebestimmung in Wurzelspitzen 100 Wurzelspitzen von *Lupinus albus* bereits ausreichend sind; von größeren Wurzeln, wie *Vicia Faba major*, kommt man mit noch geringeren Mengen Materials aus. Die Details der von uns benützten Methode waren folgende:

Von 100 Keimwurzeln der weißen Lupine wurden die vordersten 2 mm mit der Scheere rasch abgeschnitten und sofort in eine kleine, 5 ccm destillierten Wassers enthaltende Porzellanreibschale gebracht. Nun wurden drei Messerspitzen ganz reinen Glasstaubes zugefügt und mit Hilfe desselben die Wurzelspitzen so fein als möglich verrieben. Der dünne Brei wurde mit wenig Wasser quantitativ in ein 25 ccm-Meßkölbchen gespült; man füllte dann zur Marke auf, schüttelte gut durch und filtrierte durch ein möglichst kleines Papierfilter. Das Filtrat enthielt die gesamte „Homogentisinsäure" der Wurzelspitzen. Von dieser Lösung wurden 10 ccm abgemessen und in ein kleines Kölbchen abpipettiert; sodann wurden 10 ccm Ammoniak (käufliches konzentriertes NH_3 der Dichte 0,90 auf das 10fache verdünnt)[1]) zugefügt, und etwas 0,1 normal Silber-

1) Vgl. E. Baumann, Zeitschr. physiol. Chem., Bd. XVI (1892), p. 268.

nitratlösung aus der Bürette zugesetzt. Bei der angenommenen Materialmenge kann man meist ohne die Gefahr eines Überschusses 1,0 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ zufließen lassen. Nun wurde die Probe ein Mal bis zum Aufkochen erhitzt, wobei Bräunung eintrat. Um das ausgeschiedene Silber leicht abfiltrieren zu können, wurden nach Baumanns Vorgange nach fünf Minuten langem Stehen und Abkühlen der Probe fünf Tropfen einer mäßig konzentrierten (5- bis 10proz.) Chlorcalciumlösung und zehn Tropfen Ammoniumkarbonatlösung (10 Proz.) zugefügt, hiermit umgeschüttelt, und sodann filtriert. Man hatte ein möglichst kleines Filter aus dünnstem festen Papier anzuwenden und ließ den letzten Rest völlig durchlaufen. Zum Filtrate, welches klar und farblos sein mußte, wurde neuerlich Ammoniak wie oben, und sodann 0,3 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$-Lösung zugefügt. Im Falle daß noch beim Kochen der Probe Reduktion eintrat, wurde, wie oben, nochmals $CaCl_2$ und $(NH_4)_2CO_3$ hinzugefügt und filtriert. Sollte das Filtrat noch Ag-Reduktion gezeigt haben, so wurde der Vorgang noch ein drittes Mal wiederholt, eventuell noch öfter. Konnten wir endlich keine deutliche Gelbfärbung der Probe beim Kochen bemerken, so wurde etwas Salzsäure bis zur deutlich sauren Reaktion zugefügt, um zu sehen, ob eine Trübung von Chlorsilber aufträte, was einen Überschuß von $AgNO_3$ in der Probe angezeigt hätte. Hierbei war es zweckmäßig, vor dem HCl-Zusatze die Lösung durch einen Tropfen Lackmustinktur leicht blau zu färben, um die eben nötige Salzsäuremenge besser zu treffen. Zeigte die Probe auf den Säurezusatz eine deutliche Trübung, so war ein kleiner Überschuß an Silbernitrat vorhanden, und die an der Bürette abgelesene Zahl war zu hoch. In diesem Falle wurden nun neuerdings 10 ccm des Filtrates abgemessen, und behandelt wie die erste Titrationsprobe, nur ging man mit dem Zusatze von $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ um 0,1—0,2 ccm weniger hoch hinauf als das erste Mal. Wenn nun kein Überschuß an Silber in der Probe aufgefunden werden konnte, so mußten wir annehmen, daß der richtige Wert zwischen den beiden Ablesungen liege. Diese Methode gestattete es bei den zur Verwendung gelangenden reduzierenden Lösungen bis auf $\pm$ 0,2 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ genau zu arbeiten. Bei diesem Silberwerte liegt aber die Fehlergrenze; sie korrespondiert etwa

± 1,0 mg Homogentisinsäure pur. anhydr. Auch die Farbe und die Niederschlagsmenge der aufgekochten Reduktionsproben gestattete ohne weiteres bereits approximative Beurteilung der Differenzen im Homogentisinsäuregehalt. Wenn eine Probe 0,3 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ mehr braucht als eine andere, so sind stets unverkennbare Farbendifferenzen nach dem Aufkochen wahrzunehmen.

Baumann stellte fest, daß 4,1 mg völlig reiner wasserfreier Homogentisinsäure 1,0 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ reduzieren. Dieser Baumannsche Umrechnungsfaktor läßt sich natürlich bei der beschriebenen Titrationsmethode nicht anwenden. Das Extrakt von 100 Lupinenwurzelspitzen verbraucht gewöhnlich etwa 5 ccm der $\frac{n}{10}$-Silberlösung. Hiervon wird der geringste Teil durch die vorhandene „Homogentisinsäure" reduziert; das meiste wird vielmehr zur Fällung von Eiweißstoffen und anderen Substanzen verbraucht, ein Teil wohl auch durch andere Stoffe reduziert als jene, welche aus dem Tyrosin durch Abbau entstehen. Zur kritischen Beurteilung unserer Bestimmungsmethode fanden wir es nötig, uns über die Quantität der in Alkohol löslichen silberreduzierenden Stoffe in den Wurzelspitzen näher zu orientieren. Vor allem mußte nachgesehen werden, ob die Gesamtmenge der silberreduzierenden Stoffe der Wurzelspitzen in absolutem Alkohol löslich sei, oder ob alkoholunlösliche aber in Wasser lösliche Substanzen in erheblicher Menge zugegen seien.

100 Wurzelspitzen von Keimlingen der weißen Lupine wurden in Hofmeisterschen Glasschälchen, die vorher genau gewogen worden waren, bis zum konstanten Gewicht getrocknet und gewogen. Sodann wurden die Schälchen samt Inhalt im Porzellanmörser gepulvert, mit absolutem Alkohol sorgfältig extrahiert, und der Rückstand wieder getrocknet und gewogen. Nach Wägung wurde mit destilliertem Wasser extrahiert, die Menge des wasserlöslichen Anteils nach Abdunsten des Wassers bestimmt, und schließlich auch die Menge des in Wasser und Alkohol Unlöslichen durch Wägung ermittelt. Sowohl Alkoholextrakt als Wasserextrakt wurden mit $\frac{n}{10}$-Silberlösung titriert. Der Versuch wurde gleichzeitig doppelt ausgeführt, und außerdem ein blinder Kontrollversuch

ohne Wurzelspitzen nebenher analytisch verfolgt. Es ergaben sich folgende Zahlen:

	I	II	Kontrolle
Gewichte der Hofmeisterschen Schälchen allein	1,5634 g	1,6240 g	1,0315 g
Schälchen + 100 Wurzelspitzen	1,5843 „	1,6421 „	1,0315 „
Gewicht von 100 Wurzelspitzen .	0,0209 „	0,0181 „	—
Gewicht des mit absolutem Alkohol Extrahierbaren	0,0189 „	0,0188 „	0,0154 „
Hiervon auch in Wasser löslich .	0,0148 „	0,0146 „	0,0102 „
Dieser Anteil verbrauchte zur Reduktion ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ . . .	0,75 ccm	0,75 ccm	—
Nach Extraktion mit Alkohol waren verblieben g	2,0327 g	2,0725 g	1,4802 g
Der wässerige Extrakt hiervon verbrauchte zur Reduktion an ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$	0,50 ccm	0,50 ccm	—
Unlöslich in Wasser waren . .	2,0031 g	2,0442 g	1,4564 g
Unlöslich in Alkohol, aber löslich in Wasser	0,0296 „	0,0283 „	0,238 „

Dieser Versuch ergab also, daß nur 2,25 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ von den in Alkohol und Wasser löslichen Substanzen der Wurzelspitzen verbraucht worden waren. Bei der direkten Titration dürfte somit mehr als die Hälfte des verbrauchten Silbers durch koagulierbare Substanzen (die bei der Extraktion der bei 100° getrockneten Wurzelspitzen nicht mehr in Lösung gehen) gebunden werden. Die in absolutem Alkohol löslichen Stoffe der Wurzelspitzen verbrauchten im letzten Versuche mehr Silberlösung, als die nur in Wasser, nicht aber in Alkohol löslichen Substanzen. Was diese letztgenannten Stoffe betrifft, so ließ sich feststellen, daß diese Fraktion Fehlings Lösung deutlich reduzierte und bei der Osazonprobe Kristalle von d-Glukosazon lieferte, sie war somit traubenzuckerhaltig.

Angesichts dieses Ergebnisses, daß außer alkohollöslichen auch noch alkoholunlösliche Ag reduzierende Stoffe in den Wurzelspitzen in erheblicher Menge zugegen sind, war es wichtig zu untersuchen, welche von beiden Fraktionen der reduzierenden Stoffe durch geotropische Reizung eine Vermehrung erfährt, ob also die in den einleitenden Beobachtungen festgestellte Steigerung der Silberreduktion nach geotropischer Reizung nur die alkohollösliche Homogentisinsäure betrifft, oder auch andere silberreduzierende in Alkohol

nicht lösliche Substanzen, wie z. B. Zuckerarten. Zu diesem Zwecke wurden Versuche mit geotropisch gereizten und ungereizten Lupinenwurzeln aufgestellt, jeder paarweise, und alle vier Proben von einem blinden Versuch ohne Wurzeln begleitet. Wie oben, wurden je 100 Wurzelspitzen in Hofmeisterschen Schälchen getrocknet, gewogen, und in ihnen gewichtsanalytisch der Alkoholextrakt und der Wasserextrakt aus dem alkoholunlöslichen Rückstande bestimmt, sodann aber sowohl der Alkoholextrakt als der Wasserextrakt des alkoholunlöslichen Anteiles mit Silberlösung titriert. Die erhaltenen Zahlen waren folgende:

	Ungereizt		Gereizt		Blinder Versuch
Hofmeistersche Schälchen allein	1,0468 g	1,4197 g	1,3377 g	1,0858 g	1,3925 g
Dieselben + 100 Wurzelspitzen	1,0678 „	1,4461 „	1,3603 „	1,1113 „	1,3925 „
100 Wurzelspitzen allein .	0,0210 „	0,0264 „	0,0226 „	0,0255 „	—
Wasserlöslicher Anteil des Alkoholextraktes (A) .	0,0082 „	0,0093 „	0,0087 „	0,0108 „	0,0053 „
Rückstand nach Alkoholextraktion: wasserlöslicher Anteil (B) . .	0,0182 „	0,0214 „	0,0172 „	0,0190 „	0,0131 „
Silberwert von A . . .	0,75 ccm	0,75 ccm	1,00 ccm	1,00 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Silberwert von B . . .	0,50 „	0,50 „	0,50 „	0,50 „	„ „

Es wurde noch ein zweiter ähnlicher Versuch mit gereizten und ungereizten Wurzeln aufgestellt, jedoch nicht mit getrocknetem Material sondern unter Benutzung des frischen Materials zur Extraktion. Es ergaben sich hier folgende Zahlen:

	Ungereizt		Gereizt		Blinder Versuch
Wasserlöslicher Teil des Alkoholextraktes (A) .	0,0081 g	0,0084 g	0,0093 g	0,0087 g	0,0048 g
Rückstand nach Extraktion mit Alkohol, wasserlöslicher Teil (B) . .	0,0211 „	0,0221 „	0,0223 „	0,0240 „	0,0170 „
Silberwert von A . . .	0,75 ccm	0,75 ccm	1,00 ccm	1,00 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Silberwert von B . . .	0,75 „	0,75 „	0,75 „	0,75 „	„ „

Übereinstimmend konnte somit aus beiden Versuchen erschlossen werden, daß die Vermehrung der Silberreduktion nach geotropischer Reizung durch vermehrte Reduktion des Alkoholextraktes bedingt ist und nicht von alkoholunlöslichen, nur in Wasser löslichen Stoffen abhängt.

Es ist hierdurch die Vermutung bestätigt, daß die Ag reduzierenden Tyrosinabkömmlinge und nicht Zucker bei der Vermehrung der

Reduktionskraft nach geotropischer Reizung eine bedeutsame Rolle spielt. Nicht ausschließen konnten wir bisher noch eine etwaige Erhöhung der Reduktionsfähigkeit durch andere in Alkohol und Wasser lösliche Bestandteile der Wurzelspitzen. Es ist sogar wahrscheinlich, daß Homogentisinsäure nicht allein an der vermehrten Silberreduktion beteiligt ist, sondern daß eine gewisse Menge anderer Phenolsäuren, möglicherweise Uroleucinsäure, hierbei eine Rolle spielt. Ebenso wahrscheinlich ist es jedoch, daß trotzdem der Homogentisinsäure eine Hauptbedeutung bei dem Prozesse des Tyrosinabbaues zukommt. Dafür sprechen ebensosehr chemische als vergleichend biologische Gründe.

Die oben angeführten Versuche gestatten auch Anhaltspunkte über die zahlenmäßige Relation zwischen Silberwert und Gehalt an Alkoholextrakt der Wurzelspitzen zu gewinnen. Subtrahiert man die Menge des in den blinden Versuchen erhaltenen wasserlöslichen Anteiles des Alkoholextraktes von den Werten, welche bei den Wurzelversuchen erhalten wurden, so kommt man zu einem Mittelwerte von 3,87 mg für den gleichzeitig in absolutem Alkohol und Wasser löslichen Anteil der Substanz von 100 Wurzelspitzen. Der mittlere Silberwert betrug 0,875 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$. Daher würde 1 ccm Zehntelnormal-Silberlösung 4,478 mg „Homogentisinsäure“ entsprechen. Baumann fand 1 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ entsprechend 4,1 bis 4,2 mg reiner wasserfreier Homogentisinsäure. Hier war wegen der minimalen Substanzmengen kaum mehr als eine angenäherte Übereinstimmung zu erwarten gewesen. Besser harmonieren die Bestimmungen des Silberwertes von Alkoholextrakten, welche nach dem oben erwähnten Verfahren aus den oberen Wurzelteilen in großen Quanten hergestellt waren, mit dem Baumannschen Faktor. Wir ermittelten hier folgende Daten:

a) 10 ccm eines Alkoholextraktes reduzierten 6,3 ccm Zehntelnormalsilberlösung und lieferten 26,4 mg Trockenrückstand.

b) 20 ccm der rohen Lösung reduzierten 12,4 ccm Zehntelnormalsilberlösung und lieferten 51,1 mg Trockenrückstand.

Aus beiden Versuchen ergibt sich, daß 1 ccm der Silberlösung 4,1 mg des Trockenrückstandes entspricht.

Zur Umrechnung ist demnach wohl auch für unsere Versuche der Faktor 4,1 zu wählen, natürlich nur dann, wenn man das

Stoffwechselvorgange, welcher als „Alkaptonurie“ bekannt ist. Die geotropisch gereizte Wurzel befindet sich temporär in einem sehr ähnlichen Zustand, wie ihn Alkaptonuriker dauernd zeigen.

Es wird noch zu beweisen sein, daß es sich in der Ansammlung von Homogentisinsäure um einen ganz generell bei pflanzlichen Tropismen vorkommenden und keineswegs pathologischen temporären Zustand des Stoffwechsels handelt. Hiervon soll der vierte Abschnitt handeln.

Im folgenden Abschnitte soll uns zunächst die Hemmung des Abbaues der Homogentisinsäure bei geotropisch gereizten Organen als chemischer Vorgang an sich beschäftigen.

III. Die Oxydase der Wurzelspitze und die Hemmung ihrer Wirkung nach geotropischer Reizung des Organs.

Schon meine ersten orientierenden Versuche über die Stoffwechselvorgänge in gereizten und ungereizten Wurzelspitzen bewiesen, daß in den Parenchymzellen der Wurzelspitze reichlich ein oxydierendes Enzym zugegen ist. Die Gewebe der Wurzelspitze färben sich mit Guajaktinktur allein lebhaft blau; sie liefern eine sehr intensive Indophenolreaktion mit einem durch Soda leicht alkalisch gemachten Gemische von α-Naphthol und p-Phenylendiamin; sie oxydieren ferner kräftig eine Lösung von Indigkarmin, welche durch Wasserstoff in statu nascendi vorher reduziert und entfärbt worden war. Mit den in 0,6proz. Kochsalzlösung zerquetschten und fein zerriebenen Wurzelspitzen läßt sich auch eine oxydierende Wirksamkeit auf andere Phenole erweisen. Aus dem wässerigen Extrakte der Wurzelspitzen ist die Substanz durch Alkohol fällbar und zeigt nach Auflösung des Niederschlages in Wasser ihre oxydierenden Wirkungen ungeschwächt. Kurzes Aufkochen vernichtet ihre Wirksamkeit bleibend. Nach ihrer Wirkungssphäre ist diese Oxydase des Wurzelspitzengewebes als Enzym vom Typus der Lakkase zu bezeichnen. Vielleicht empfiehlt es sich diese Enzyme als Phenolasen zusammenzufassen.

Die Phenolase der Wurzelspitze greift nun auch die reduzierenden Stoffe aus Wurzeln leicht an, wie folgender Versuch zeigt. Es wurden zwei Reagensröhrchen mit je 5 ccm reduzierenden Wurzelextraktes beschickt, von dem 4 ccm 1 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ entsprachen. Weiter wurden 50 Lupinenwurzelspitzen mit 5 ccm Wasser verrieben, und der Brei in eines der Reagensröhrchen zur reduzierenden Lösung hinzu-

gefügt. Die Proben blieben nun bei 45° im Thermostaten offen stehen und wurden behufs Lüftung öfters gut durchgeschüttelt. Nach zwei Tagen hatte in der den Wurzelbrei enthaltenden Probe die Reduktionskraft merklich abgenommen; nach sechs Tagen reduzierte diese Probe überhaupt nicht mehr beim Kochen ammoniakalisches Silbernitrat, während die Vergleichsprobe ihren Silbertiter ungeändert beibehalten hatte. Daß oxydierende Wirkungen bei diesem Vorgange im Spiele sind, ließ sich bei einer Wiederholung des Versuches unschwer dadurch zeigen, daß eine dritte Probe, gleichfalls mit Wurzelspitzenbrei versetzt, mit einem Korke verschlossen aufgestellt wurde. Hier ging die Silberreduktion bedeutend langsamer zurück und verschwand auch binnen sechs Tagen nicht völlig.

Ich hatte es Herrn R. Bertel übertragen, die Umwandlungsprodukte auszuforschen, welche bei dieser enzymatischen Oxydation entstehen.

Leider sind diese bis zu einem gewissen Grade gediehenen Untersuchungen im Jahre 1904 durch den Austritt meines Mitarbeiters aus seiner Stellung am hiesigen Laboratorium abgebrochen worden, und wurden von ihm nicht wieder aufgenommen. Da meine eigene Arbeitskraft durch andere Angelegenheiten auf das äußerste in Anspruch genommen war, konnte ich selbst diese ebenso wichtige, wie mühsame Untersuchung noch nicht beenden, und muß dieses unser hier zu behandelndes Gebiet nahe berührende Thema einer späteren Publikation überlassen. Es scheinen aus der Homogentisinsäure bei der weiteren fermentativen Oxydation kristallisierbare, nicht mehr Silbernitrat reduzierende, wohl aber noch eine Eisenreaktion gebende aromatische Derivate zu entstehen. Es ist ferner sehr wahrscheinlich, daß Kohlensäureabspaltung erfolgt. Im normalen Stoffwechsel dürfte wohl die Homogentisinsäure völlig zu CO_2 und H_2O verbrannt werden. Wie weit jedoch die Wirkung der Phenolase des Wurzelspitzengewebes geht, ist noch näher festzustellen. Nicht unwahrscheinlich ist es, daß mehrere Enzyme bei der vollständigen Verbrennung der Homogentisinsäure ihre oxydierende Wirkung entfalten.

Daß es die durch die erwähnten anderweitigen Reaktionen im Wurzelspitzengewebe nachgewiesene Phenolase ist, welche die Homogentisinsäure oxydiert, wird durch das bisher Vorgebrachte nicht streng erwiesen. Von einschlägigem Interesse wäre es jedenfalls auch andere Enzyme vom Lakkase-Typus hinsichtlich ihrer Wirkung auf Homogentisinsäure zu untersuchen, was bisher noch nicht ge-

schehen ist. Wir werden jedoch dem Folgenden entnehmen, daß die auf Homogentisinsäure wirksame Oxydase nicht als ein von der durch die anderen Reaktionen nachgewiesenen Oxydase verschiedenes Enzym anzusehen ist. Die Homogentisinsäure hat übrigens sonst völlig den chemischen Charakter von Polyphenolen.

In meinen ersten Studien war mir, wie erwähnt, sofort aufgefallen, daß geotropisch gereizte Wurzelspitzen auf Längsschnitten die Oxydasenreaktionen deutlich schwächer zeigen, als sie bei ungereizten Wurzelspitzen einzutreten pflegen. Diese Tatsache stand neben der vermehrten Ag-Reduktion nach geotropischer Reizung völlig unvermittelt da, und war auch sonst mehrdeutig. Es ließ sich nicht sagen, ob weniger Oxydase vorhanden sei, oder ob eine Hemmung der Oxydasenreaktion durch eine Vermehrung des Ag reduzierenden Stoffes oder durch eine dritte Substanz stattfinde. Erst einige Jahre später gelang es Beobachtungen zu sammeln, welche mich auf die richtige Bahn brachten, die sodann in Gemeinschaft mit meinem Mitarbeiter Herrn R. Bertel weiter verfolgt wurde.

Ich versuchte zunächst festzustellen, ob die Oxydase bei geotropisch gereizten Wurzeln auf die reduzierenden Wurzelstoffe dieselbe Wirkung hat, wie bei ungereizten. Hierbei wurde die Frage aufgeworfen, ob in einem dünnen Brei aus vorher geotropisch gereizten Wurzeln, welchem Chloroform zur Verhütung bakterieller Wirkungen zugefügt ist, die Oxydation der Homogentisinsäure gerade so schnell vor sich gehe, wie im Brei aus ungereizten Wurzelspitzen. Dieser Versuch war der Schlüssel zum richtigen Verständnisse des Sachverhaltes. Es ergab sich ohne weiteres mit Sicherheit, daß der Gehalt an reduzierender Substanz in den Autolysenproben aus vorher geotropisch gereizten Wurzeln viel langsamer zurückgeht, als in Autolysenproben aus ungereizten Wurzelspitzen.

Einer dieser grundlegenden Versuche nahm folgenden Verlauf. Am 21. April 1902 wurden 200 Stück 3 cm lange, gleichmäßig entwickelte Keimwurzeln von *Lupinus albus* in Untersuchung genommen. Hiervon wurden 100 Stück zwischen zwei Lagen nassen Filtrierpapieres in horizontaler Lage behufs geotropischer Reizung fünfzehn Minuten lang bei Zimmertemperatur exponiert. Die anderen 100 Stück kamen ungereizt zur Verarbeitung. Ihre Spitzen wurden rasch abgeschnitten, im Mörser mit Glasstaub und 10 ccm Wasser fein verrieben; der entstandene dünnflüssige Brei in ein 200 ccm fassendes Erlenmeyerkölbchen quantitativ hinübergespült,

und nun noch 50 ccm eines Alkoholextraktes aus chloroformierten Lupinenwurzeln zugefügt, von welchem 10 ccm 4,0 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ entsprachen. Nun wurde mit den 100 gereizten Wurzeln nach Ablauf der Reizungszeit genau derselbe Versuch aufgestellt. Beide Kölbchen erhielten einen Zusatz von 5 ccm Chloroform. Sie blieben eine Zeit lang ruhig stehen, bis sich die festen Teilchen in der Flüssigkeit klar abgesetzt hatten. Nun wurden je 5 ccm abpipettiert und zur vergleichenden Homogentisinsäurebestimmung benutzt. Beide Proben hatten genau gleiches Flüssigkeitsvolum. Nach vollendeter Titrierung wurden die beiden Proben in den Thermostaten gebracht. Nach je fünf Tagen wurde ihr Silberwert durch Titrierung an einer entnommenen Probe von 5 ccm ermittelt. Die Proben standen offen und wurden täglich mehrmals umgeschüttelt.

Die Silberwerte für je 5 ccm Digestionsflüssigkeit, gemessen in ccm Zehntelnormal-Silberlösung, betrugen:

Am 21. April	bei den ungereizten Spitzen	3,2,	bei den gereizten Spitzen	3,6,
„ 26. „	„ „ „ „	2,5,	„ „ „ „	3,5,
„ 1. Mai	„ „ „ „	1,8,	„ „ „ „	3,2,
„ 5. „	„ „ „ „	1,3,	„ „ „ „	2,7,
„ 10. „	„ „ „ „	1,1,	„ „ „ „	2,3,

Es ist unverkennbar, daß bei der Digestionsprobe aus ungereizten Spitzen der Silberwert bedeutend rascher niedriger wurde als bei der Parallelprobe aus geotropisch gereizten Spitzen. Einen solchen Verlauf nahmen aber ausnahmslos alle einschlägigen Versuche. Ich will hier nur noch einen solchen anführen, welcher sich auf etiolierte Keimscheiden von *Avena sativa* bezieht.

Je 100 Keimlinge von *Avena* wurden am 26. Mai fünfzehn Minuten lang geotropisch bezw. heliotropisch induziert, 100 weitere Keimlinge dienten in ungereiztem Zustande als Kontrollobjekte. Zur Aufstellung der drei Proben wurden von den je 100 zusammengehörenden Keimlingen die Spitzen der Koleoptilen in der Länge von 5 mm abgeschnitten, mit 5 ccm Wasser verrieben und unter Zusatz von je 50 ccm Alkoholextraktes aus chloroformierten Lupinenwurzeln (10 ccm = 2,3 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$) als Digestionsversuch in der oben angegebenen Weise aufgestellt. Die Anfangsvolumina waren genau gleich. Chloroformzusatz wie oben. Von fünf zu fünf Tagen geschah die Kontrollierung des Silberwertes an einer 5 ccm betragenden Probe. Die Zahlen der nachfolgenden Tabelle sind die hierfür verbrauchten ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$.

	Ungereizt	Geotrop.	Phototrop.
Am 26. Mai:	1,25 ccm	1,25 ccm	1,25 ccm
" 31. "	0,95 "	1,10 "	1,10 "
" 5. Juni:	0,65 "	0,85 "	0,90 "
" 10. "	0,35 "	0,65 "	0,70 "
" 15. "	0,20 "	0,55 "	0,60 "

Während im Anfange des Versuches keine Titerdifferenz nachweisbar war (offenbar wegen des geringen Reduktionsvermögens der Proben), trat eine solche nach fünf Tagen deutlich ein, und nach zehn Tagen war die Hemmung der Homogentisinsäureoxydation nach geotropischer und auch nach phototropischer Reizung sicher erkennbar.

Die Versuche wurden anfangs unter Benutzung des Ostwaldschen Wasserthermostaten mit den Hilfseinrichtungen von Pfeffer bei 40° konstanter Temperatur gehalten. Auch der von mir[1]) angegebene Sandbadthermostat kam zu diesem Zweck in Verwendung. Es zeigte sich jedoch bald, daß so hohe Temperaturen die Enzymwirkung nicht erheblich genug beschleunigen, als daß man bei 40°C zu arbeiten gezwungen wäre. Vielmehr fanden wir mit der Brutschranktemperatur von 28°C völlig unser Auslangen und wendeten später nur diese Temperatur an. Eine praktische Abänderung erfuhren die später angestellten Digestionsversuche dadurch, daß zu Beginn des Versuches der Silbertiter der gereizten und ungereizten Proben genau durch Zusatz reduzierenden Wurzelextraktes gleich gestellt wurde. Ein solcher Zusatz ist in jedem Falle nötig, da der Titer auch bei kleinem Flüssigkeitsvolum sonst zu niedrig ausfallen würde. Je mehr Homogentisinsäure zugesetzt wird, desto länger läßt sich der Versuch kontrollieren, und desto größer müssen etwaige Differenzen am Ende des Experimentes werden.

Diese Versuche erwiesen uns demnach mit Bestimmtheit, daß mit geotropischer oder phototropischer Reizung eine Verzögerung des Verschwindens der Homogentisinsäure einhergeht, und bestätigten völlig die im II. Abschnitt geäußerte Ansicht, daß die Homogentisinsäureanhäufung nach tropistischer Reizung durch gehemmte Oxydation der Säure, und nicht durch vermehrte Produktion derselben, zu erklären sei. Daß eine vermehrte Bildung von Homogentisinsäure aus Tyrosin nach tropistischer Reizung stattfindet, haben uns übrigens noch anderweitige Versuche unwahrscheinlich gemacht. Unter allen Verhältnissen wirkt Brei aus Wurzelspitzen in aseptischer Autolyse auf zugesetztes Tyrosin sehr wenig ein;

1) Czapek, Bericht. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XVIII (1900), p. 131.

Tyrosinase ist jedenfalls nur in geringer Quantität vorhanden, und Unterschiede zwischen ungereizten und gereizten Objekten wurden bezüglich der Tyrosinasewirkung nicht konstatiert. Kleine Quantitäten Tyrosin und Tyrosinase fehlten im Reaktionsgemische bei allen unseren Digestionsversuchen nicht. Trotzdem war eine Vermehrung des Homogentisinsäuregehaltes der Proben nie aufzufinden.

Als mögliche Ursachen der beobachteten Verzögerung im Verschwinden der Homogentisinsäure nach tropistischer Reizung mußten nach Ausschluß einer vermehrten Homogentisinsäurebildung noch zwei Eventualitäten ins Auge gefaßt werden: einmal eine quantitative Verminderung der auf Homogentisinsäure wirksamen Oxydase, zum anderen aber die Produktion von Substanzen, welche auf die Oxydation der Säure hemmende Wirkungen entfalten. Hierin hatten die mikrochemischen Erfahrungen keine Entscheidung zu bringen vermocht. Wohl aber war es uns nun möglich weiter zu gelangen, an der Hand der erwähnten Methode die Hemmung der Homogentisinsäureverarbeitung im autolytischen Versuche zu studieren.

Würde, so schlossen wir, die Oxydase der Wurzelspitzen nach tropistischen Reizungen quantitativ vermindert sein, so müßte das Tempo im Verschwinden der Homogentisinsäure in einem gewisser Verhältnis zur vorhandenen Oxydasemenge stehen. Es müßte daher auch in einem Versuche, welcher aus gleichen Teilen gereizten und ungereizter Wurzelspitzen bereitet wurde, die Geschwindigkeit der Homogentisinsäureverarbeitung etwa die Mitte zwischen Proben aus lauter gereizten und Proben aus lauter ungereizten Spitzen halten. Würden die Versuche aus zwei Drittel gereizten und ein Drittel ungereizten Wurzelspitzen bestehen, so würde der Effekt sich jenen Versuchen nähern, welche nur mit gereizten Wurzelspitzen aufgestellt sind. Befänden sich die ungereizten Spitzen in der Mehrheit, so würde bei Richtigkeit der obigen Annahme nur eine schwache Verzögerung der Homogentisinsäureoxydation zu erwarten sein.

Der Ausfall solcher gemischter Versuche war nun so schlagend, daß wir die Annahme einer quantitativen Verminderung der auf Homogentisinsäure wirksamen Oxydase a limine ablehnen konnten. Ich habe über diese Experimente wegen ihrer prinzipiellen Bedeutung bereits früher[1]) in einer kürzeren Mitteilung berichtet. In der

---

1) Czapek, Bericht. Deutsch. botan. Ges., Bd. XXI, p. 234 (1903).

die Oxydationsverzögerung bei gleichbleibender Oxydasemenge durch Produktion einer hemmenden Substanz bedingt ist. Es war ferner anzunehmen, daß dieser Hemmungsstoff schon in sehr kleinen Quantitäten starke Oxydationsverzögerung erzeugen kann. Unsere nächsten Versuche zeigten uns in der Tat, wie berechtigt es ist von einem oxydationshemmenden Stoffe als Ursache der langsameren Homogentisinsäure-Oxydation bei geotropischer Reizung zu sprechen.

Der Brei aus zerriebenen gereizten Wurzelspitzen verliert durch Auswaschen mit Wasser seine Fähigkeit die Homogentisinsäure-Oxydation in einem Brei aus ungereizten Spitzen zu verzögern.

Dies zeigte der nachfolgend beschriebene Versuch. Er bestand aus zwei Parallelproben. Die eine wurde hergestellt durch Verreiben von 100 ungereizten Lupinenwurzelspitzen zu einem dünnen Brei unter Zusatz von reduzierendem Wurzelextrakt; zugefügt wurde hier die mit Wasser vorher gut ausgewaschene, dickbreiige Masse aus 50 ungereizten Lupinenwurzelspitzen (I). Die Parallelprobe war ebenso bereitet, nur mit der Differenz, daß der Zusatz aus dem ausgewaschenen Breie von 50 geotropisch gereizten Wurzelspitzen bestand (II). Beide Proben wurden nach Chloroformzusatz auf das genau gleiche Volum (80 ccm) gebracht und ihr Silbertiter genau gleichgestellt. Der Vergleich des Rückganges ihres Silberwertes geschah in unserer allgemein durchgeführten Art und Weise.

	20. Okt.	25. Okt.	30. Okt.	4. Nov.	9. Nov.	
Probe I	1,6 ccm	1,3 ccm	1,0 ccm	0,6 ccm	0,3 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
„ II	1,6 „	1,3 „	1,1 „	0,8 „	0,4 „	„ „

Somit keine Differenz. Daß der Wegfall der Oxydationshemmung nur durch das Auswaschen des Zusatzmaterials in Probe II bedingt war, zeigt der nachstehende Gegenversuch, in welchem das Filtrat von den ausgewaschenen Wurzelspitzen zugesetzt war, welcher aber sonst in allen Stücken gleich angestellt worden war.

	18. Okt	23. Okt.	28. Okt.	2. Nov.	7. Nov.	12. Nov.	
Probe I . .	2,0 ccm	1,8 ccm	1,4 ccm	1,1 ccm	0,8 ccm	0,4 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
„ II . .	2,0 „	1,8 „	1,7 „	1,5 „	1,3 „	1,1 „	„ „

Hier war die Hemmung in Probe II ausgesprochen vorhanden.

Der Brei aus geotropisch gereizten Wurzelspitzen verliert aber auch seine oxydationshemmende Wirkung durch kurzdauerndes Erhitzen.

Um diese Erscheinung festzustellen wiederholten wir den eben angeführten Versuch mit der Modifikation, daß das Filtrat von dem Wurzelspitzenbrei, welches beiden Proben zugesetzt wurde, vorher aufgekocht worden war. Sonst war alles in allen Stücken dem letzten Versuche gleich. Probe I bestand aus ungereizten Spitzen mit Zusatz von gekochtem Filtrate vom Brei aus ungereizten Wurzelspitzen; Probe II bestand aus ungereizten Wurzelspitzen mit Zusatz von gekochtem Filtrate vom Brei aus gereizten Wurzelspitzen.

	19. Okt.	24. Okt.	29. Okt.	3. Nov.	8. Nov.	13. Nov.	
Probe I . .	2,0 ccm	1,8 ccm	1,5 ccm	1,2 ccm	0,8 ccm	0,5 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
„ II . .	2,0 „	1,8 „	1,6 „	1,3 „	0,9 „	0,5 „	„ „

Die Proben verliefen somit so gut wie gleich, ebenso wie in dem folgenden Versuche, welcher dem vorangegangenen genau entsprach, nur daß als Zusatz der ausgewaschene und gekochte Brei von 50 Wurzelspitzen diente: ungereizten bei Probe I, gereizten bei Probe II.

	21. Okt.	26. Okt.	31. Okt.	5. Nov.	10. Nov.	
Probe I . . .	1,6 ccm	1,3 ccm	1,0 ccm	0,7 ccm	0,4 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
„ II . . .	1,6 „	1,3 „	1,0 „	0,6 „	0,3 „	„ „

Wir waren auf Grund dieser Versuche zur Überzeugung gelangt, daß die Oxydationshemmung nach geotropischer Reizung tatsächlich durch eine hemmend wirksame Substanz, die bei geotropischer Reizung produziert wird, bedingt ist; diese Substanz ist nach unseren Experimenten in Wasser löslich und durch Hitze zerstörbar. Daß die hemmende Wirkung des Breies oder Filtrates aus geotropisch gereizten Wurzelspitzen nun nicht etwa an Fragmenten lebender Zellen oder lebenden Protoplasmas untrennbar haftet, zeigten uns weitere Versuche, welche die Herstellung zellfreien Filtrates aus geotropisch gereizten Spitzen mit Hilfe von Chamberland-Filtern betrafen.

200 Wurzelspitzen der weißen Lupine wurden in jeder Probe mit 5 ccm Wasser und zwei Messerspitzen reinsten ausgewaschenen Glaspulvers auf das sorgfältigste zerrieben, und der entstandene, dicke, gleichmäßige Gewebebrei bei zwei Atmosphären Überdruck in dem Chamberland-Apparate durch die Porzellanfilterkerze gepreßt. Das Filtrat war ungefärbt und ganz klar. Da es nicht ausgeschlossen war, daß der Gewebsaft gereizter Spitzen bei Zusatz zum Safte aus ungereizten Wurzelspitzen nach Analogie

der Präzipitin- oder Koagulinwirkungen tierischer Gewebesäfte Trübungen oder Fällungen hervorruft, so beobachteten wir Mischproben aus dem Safte gereizter und ungereizter Spitzen mehrere Tage lang. Eine Änderung der klaren Beschaffenheit der Flüssigkeit trat bei unseren Versuchen nicht ein. Damit ist es natürlich nicht ausgeschlossen, daß unter anderen Versuchsbedingungen tatsächlich Niederschlagsbildungen zu beobachten wären. Daß nun der Hemmungsstoff auch im Chamberlandfiltrate wirklich enthalten ist, bewies uns der folgende Versuch. Es wurden drei Proben aufgestellt. Probe I bestand aus 2 ccm Chamberlandfiltrat aus 100 ungereizten Wurzelspitzen und 20 ccm eines reduzierenden Wurzelextraktes. Probe II bestand aus 2 ccm Chamberlandfiltrat von 100 gereizten Wurzelspitzen und 20 ccm Wurzelextrakt. Die Probe III bestand aus 2 ccm Filtrat aus 100 ungereizten Spitzen, 2 ccm Filtrat von ebensoviel gereizten Spitzen und Extraktzusatz soviel, daß der Titer von III dem Titer von I und II genau gleichkam, nämlich 5 ccm jeder Probe entsprechend 4,2 cmm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$. 15 Tage nach der Aufstellung des Versuches wurde der Titer der drei Proben wieder kontrolliert. Er betrug in Probe I 2,6 ccm, in Probe II und III 3,1 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$. Somit war die Homogentisinsäureoxydation in den beiden letzten Proben nachweisbar gegenüber Probe I verzögert.

Wir stellten nun weiter fest, daß man mittels Alkoholzusatz aus dem Chamberlandfiltrate der gereizten Spitzen die oxydationshemmende Substanz ausfällen kann. Wir zerrieben 200 geotropisch gereizte Lupinenwurzelspitzen möglichst fein mit Glasstaub, filtrierten den dicken Brei durch das Chamberlandfilter und versetzten das erhaltene Filtrat mit dem zwanzigfachen Volum absoluten Alkohols. Die entstandene Trübung bildete nach einiger Zeit größere Flocken, welche sich gut abfiltrieren ließen. Der auf einem Papierfilterchen gesammelte Niederschlag wurde noch mit reinem Alkohol gewaschen, und auf dem Filter bei niederer Temperatur getrocknet. Zur Herstellung einer wässerigen Lösung wurde der Niederschlag samt Filterchen mit wenig Wasser verrieben, und die Lösung filtriert. Für die Kontrollprobe wurde natürlich der ganze Vorgang unter Anwendung von ungereizten Wurzelspitzen genau wiederholt. Daß die hemmende Wirkung gereizter Spitzen auf die Alkoholfällung aus dem Chamberlandfiltrate übergegangen ist, konnte

der mit dem gewonnenen Material angestellte Versuch uns ohne weiteres zeigen.

Probe I bestand aus Brei von 100 ungereizten Wurzelspitzen mit Zusatz der Alkoholfällung aus dem Safte von 200 ungereizten Spitzen. Probe II bestand aus Brei von 100 ungereizten Spitzen mit Zusatz der Alkoholfällung aus dem Safte von 200 geotropisch gereizten Wurzelspitzen. Beide Proben wurden durch Zusatz von „Homogentisinsäurelösung“ auf den gleichen Anfangstiter gebracht.

	16. Nov.	20. Nov.	26. Nov.	1. Dez.	6. Dez.	
Probe I	2,3 ccm	2,0 ccm	1,6 ccm	1,1 ccm	0,6 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
„ II	2,3 „	2,1 „	1,9 „	1,7 „	1,6 „	„ „

Die in 5 tägigen Zwischenräumen erfolgte Kontrolle der Versuche erwies somit auf das deutlichste die hemmende Wirkung, welche die Alkoholfällung aus dem Chamberlandfiltrate geotropisch gereizter Wurzelspitzen auf die enzymatische Oxydation der Homogentisinsäure entfaltet.

Alle diese Erfahrungen sprechen eindeutig dafür, daß bei geotropischer Reizung von Wurzeln im Wurzelspitzengewebe eine Substanz produziert wird, welche auf den Vorgang der Homogentisinsäureoxydation durch die Oxydase der Wurzelspitzengewebe hemmend einwirkt; da dieser Hemmungsstoff schon in kleinen Quantitäten wirksam ist, da er durch Hitze zerstörbar ist, sich durch Alkohol unbeschadet seiner Wirkung aus seiner wässerigen Lösung ausfällen läßt, und da seine Wirkung sich in zellfreien und protoplasmafreien Filtraten beobachten läßt: so lag es nahe an einen Stoff mit enzymähnlichen Eigenschaften zu denken, welcher die Fähigkeit hat, gerade die Wirkung der auf die Ag reduzierenden Wurzelstoffe wirksamen Oxydase zu hemmen. Enzymartige Substanzen, welche spezifisch hemmenden Einfluß auf bestimmte Enzymwirkungen besitzen, kennt nun die Tierphysiologie schon lange. Diese Substanzen werden als Antienzyme oder Antifermente zusammengefaßt[1]). Solche Antienzyme werden im Blute von Wirbeltieren regelmäßig als vitale Reaktion des Organismus auf intravenöse Einverleibung irgend eines Enzyms gebildet. Das Blutserum des mit letzterem Enzym geimpften Tieres erhält die Eigenschaft die Wirkung des betreffenden Enzyms auf die spaltbare Substanz zu verzögern. So verlangsamt antiemulsinhaltiges Serum die

---

1) Vgl. Czapek, Biochemie der Pfl. Jena 1905, Bd. I, p. 73.

Wirkung des Emulsin auf Amygdalin bedeutend, wenn es dem Reaktionsgemische zugefügt wird. Ein normal im Tierleibe gebildetes Antienzym (Antitrypsin) scheint den schönen Versuchen von Weinland[1]) zufolge in den darmparasitisch lebenden Taenien und Askariden vorzukommen, deren Körpersaft energisch Fibrin gegen die verdauende Wirkung von Pankreastrypsin schützt. Im Pflanzenorganismus gebildete Antienzyme waren nun bislang nicht bekannt gewesen. Unsere Antioxydase oder Antiphenolase in tropistisch gereizten Organen betrifft die erste einschlägige Tatsache, welche auch früher als die schöne Weinlandsche Entdeckung das erste Mal kurz veröffentlicht worden ist[2]).

Die Auffassung unseres Hemmungsstoffes als Antienzym war jedoch noch durch weitere Gründe zu stützen, bevor wir dieselbe als endgültiges Resultat betrachten konnten. Für die Antienzyme aus dem tierischen Stoffwechsel ist ihre streng ausgesprochene Spezifität sehr charakteristisch. So wirkt das durch Injektion von Artischokenlabenzym (Cynarase) im Blute der Versuchstiere erzeugte Antienzym (Anticynarase), wie zuerst von Morgenroth[3]) gezeigt wurde, nur auf die Labgerinnung durch Cynarase hemmend ein, nicht aber auf die Labung durch Magenchymosin. Ähnlich verhält sich die Spezifität anderer Antienzyme. Es war nun die Frage, ob auch die von uns aufgefundene Antioxydase aus geotropisch gereizter Wurzelspitze spezifische Wirkungen besitzt. Die nachstehend angeführten Versuche zeigen, daß wir in der Tat eine derartige strenge Spezifität der Antioxydase einer bestimmten Pflanzenart konstatieren konnten.

Vers. I. Wurzeln und Hypokotyle von *Lupinus albus*. Es sollte geprüft werden, ob die bei geotropischer und phototropischer Reizung formierte Hemmungssubstanz wahllos auf die Oxydase aus Wurzelspitze und Hypokotyl wirksam ist. In methodischer Hinsicht war hier, wie bei allen Versuchen an zuckerreichem Sprossenmaterial, bei Verarbeitung der Hypokotyle eine Modifikation notwendig. Dieselbe bestand darin, daß die zur Titrierung abpipettierten Flüssigkeitsquanten nicht direkt mit $AgNO_3$ titriert wurden; dieselben wurden vielmehr eingedampft, der Rückstand mit Äther-Alkohol extrahiert, das Äther-Alkoholextrakt

---

1) E. Weinland, Zeitschr. f. Biologie, Bd. XLIV, p. 1 und 45 (1903).
2) Czapek, Ber. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XX, p. 470 (1902) [9. Okt.].
3) S. Morgenroth, Zentralbl. f. Bakter., I. Abt., Bd. XXVI, p. 349 (1899).

abgedunstet, das Residuum mit Wasser aufgenommen und nun erst mit $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ titriert. Es gingen hier 4 Proben parallel. Probe I bestand aus dem Brei von 50 phototropisch gereizten Hypokotylen und 50 ungereizten Wurzelspitzen. Probe II aus 50 geotropisch gereizten Hypokotylen und 50 ungereizten Wurzelspitzen. Probe III aus 50 ungereizten Hypokotylen und 50 phototropisch gereizten Wurzelspitzen. Probe IV endlich aus 50 ungereizten Hypokotylen und 50 geotropisch gereizten Wurzelspitzen. Alle Proben wurden nach Zufügen von „Homogentisinsäurelösung" auf genau gleiches Volum und genau gleichen Titer gebracht. Die in fünftägigen Intervallen vorgenommene Kontrolle hatte folgende Ergebnisse:

	11. März	16. März	21. März	26. März	
Probe I	2,3 ccm	2,1 ccm	1,9 ccm	1,7 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
„ II	2,3 „	2,2 „	2,0 „	1,8 „	„ „
„ III	2,3 „	2,1 „	1,9 „	1,7 „	„ „
„ IV	2,3 „	2,1 „	1,9 „	1,7 „	„ „

Da sich die Proben voneinander nicht unterschieden, mußten wir annehmen, daß das geotropische und phototropische Antienzym von Wurzel und Hypokotyl in beliebiger Variation die Oxydasenwirkung auf Homogentisinsäure bei derselben Pflanze hemmt.

Vers. II. Vergleich des geotropischen Antienzyms bei *Lupinus albus* und *hirsutus*. Es waren fünf parallele Proben aufgestellt. Die erste bestand aus 50 ungereizten Wurzelspitzen von *Lupinus albus* und 50 gereizten Spitzen von *hirsutus*. Probe II war hergestellt aus 50 gereizten Spitzen von *albus* und 50 ungereizten Spitzen von *hirsutus*. Probe III bestand aus je 50 gereizten und ungereizten Wurzelspitzen von *albus*, Probe IV aus je 50 gereizten und ungereizten Wurzelspitzen von *hirsutus*, Probe V endlich aus je 50 ungereizten Spitzen von *albus* und *hirsutus*.

	12. Febr.	17. Febr.	22. Febr.	27. Febr.	
Probe I	2,0 ccm	1,7 ccm	1,5 ccm	1,3 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
„ II	2,0 „	1,7 „	1,4 „	1,2 „	„ „
„ III	2,0 „	1,7 „	1,5 „	1,3 „	„ „
„ IV	2,0 „	1,8 „	1,5 „	1,2 „	„ „
„ V	2,0 „	1,5 „	1,1 „	0,6 „	„ „

Das Ergebnis war sonach, daß die Antienzyme beider Lupinenarten wechselseitig auf die Oxydasen beider Spezies vollkommen

hemmend wirksam waren. Zwischen beiden Gattungsangehörigen zeigte sich sonach keine spezifische Differenz der Antioxydasen.

Wie für *Lupinus* wurden derartige Versuche auch für *Cucurbita* angestellt.

Vers. III. Wurzeln und Hypokotyle von *Cucurbita Pepo*. Wie in Vers. I sollte die Wechselwirkung zwischen geotropischem und phototropischem Antienzym von Wurzel und Hypokotyl geprüft werden. In der Aufstellung des Versuches entsprach alles Vers. I. Die erste der vier Proben bestand aus dem Brei von 50 phototropisch gereizten Hypokotylen und 50 ungereizten Wurzelspitzen; Probe II aus 50 geotropisch gereizten Hypokotylen und 50 ungereizten Wurzelspitzen; Probe III aus 50 ungereizten Hypokotylen und 50 phototropisch gereizten Wurzelspitzen; endlich Probe IV aus 50 ungereizten Hypokotylen und 50 geotropisch gereizten Wurzelspitzen. Silbertiter und Volum aller Proben wurden zu Beginn wie sonst genau gleichgestellt.

	1. März	6. März	11. März	20. März	
Probe I	2,0 ccm	1,7 ccm	1,5 ccm	1,1 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
„ II	2,0 „	1,7 „	1,5 „	1,2 „	„ „
„ III	2,0 „	1,6 „	1,4 „	1,0 „	„ „
„ IV	2,0 „	1,7 „	1,5 „	1,1 „	„ „

Vers. IV. Vergleich der geotropischen Antienzyme in den Wurzelspitzen von *Cucurbita Pepo* und *Cucumis Melo*. Die fünf parallelen Proben waren folgende (analog Vers. II). I. 50 ungereizte Wurzelspitzen von *Cuc. Pepo* und 50 geotropisch gereizte Wurzelspitzen von *Cucumis Melo*. II. 50 geotropisch gereizte Wurzelspitzen von *Cuc. Pepo* und 50 ungereizte Spitzen von *Cuc. Melo*. III. je 50 geotropische und ungereizte Wurzelspitzen von *Cuc. Pepo*. IV. je 50 geotropisch induzierte und ungereizte Spitzen von *Cuc. Melo*. V. je 50 ungereizte Wurzelspitzen von *Cuc. Pepo* und *Cuc. Melo*. Der Versuch nahm einen Verlauf, welcher dem Ergebnis von Vers. II ganz analog war.

	30. März	4. April	17. April	
Probe I	2,1 ccm	1,8 ccm	1,1 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ pro 5 ccm
„ II	2,1 „	1,8 „	1,1 „	„ „ „ 5 „
„ III	2,1 „	1,8 „	1,2 „	„ „ „ 5 „
„ IV	2,1 „	1,8 „	1,1 „	„ „ „ 5 „
„ V	2,1 „	1,6 „	0,5 „	„ „ „ 5 „

Da in den vier ersten Proben die Hemmung in gleicher Weise hervortrat, war anzunehmen, daß bei den untersuchten nahe ver-

wandten, wenn auch nicht in dieselbe Gattung zählenden Cucurbitaceen das Antienzym wie die Oxydase identisch seien. Die chemische Verwandtschaft zeigte sich auch deutlich zwischen den Antienzymen und Oxydasen zweier Leguminosen: *Lupinus albus* und *Phaseolus multiflorus* im nächsten Versuche.

Vers. V. Das geotropische Antienzym der Wurzelspitzen von *Lupinus albus* verglichen mit dem gleichen Antienzym bei *Phaseolus multiflorus*. Dem Schema von Vers. IV entsprechend waren fünf Proben aufgestellt. I. bestehend aus 50 ungereizten Wurzelspitzen von *Lupinus* und 50 geotropisch gereizten von *Phaseolus*. Probe II aus 50 geotropisch gereizten Wurzelspitzen von *Lupinus* und 50 ungereizten von *Phaseolus*. Probe III aus je 50 gereizten und ungereizten Spitzen von *Lupinus*, Probe IV aus je 50 gereizten und ungereizten Spitzen von *Phaseolus*, Probe V aber aus je 50 ungereizten Spitzen von *Lupinus*- und *Phaseolus*-Wurzeln.

	14. Febr.	19. Febr.	24. Febr.	1. März	
Probe I	2,1 ccm	1,8 ccm	1,5 ccm	1,2 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
„ II	2,1 „	1,8 „	1,5 „	1,2 „	„ „
„ III	2,1 „	1,9 „	1,6 „	1,3 „	„ „
„ IV	2,1 „	1,8 „	1,5 „	1,3 „	„ „
„ V	2,1 „	1,6 „	1,1 „	0,6 „	„ „

Da sich die gemischten Proben I und II kaum von den einheitlichen Proben III und IV unterschieden, mußte angenommen werden, daß sowohl Oxydase als Antioxydase von Lupine und Bohne identisch sind. Der nächste Versuch lehrte, daß dieses Verhältnis bei zwei anscheinend ebenso nahe verwandten Leguminosen vielleicht ein anderes sein kann.

Vers. VI. Die geotropische Antioxydase der Wurzelspitzen von *Vicia Faba* und *Lupinus albus*. Die erste der fünf Proben bestand aus 100 ungereizten Lupinenwurzelspitzen. Probe II aus je 50 ungereizten und geotropisch induzierten Spitzen von Lupinenwurzeln. Probe III aus 50 ungereizten Spitzen von *Lupinus* und 50 gereizten von *Faba*. Probe IV aus 50 ungereizten Spitzen von *Faba* und 50 gereizten von *Lupinus*. Probe V aus je 50 ungereizten Spitzen von *Lupinus* und *Faba*.

	23. Dez.	28. Dez.	3. Jan.	8. Jan.	13. Jan.	
Probe I . . .	2,0 ccm	1,6 ccm	1,1 ccm	0,6 ccm	0,2 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
„ II . . .	2,0 „	1,8 „	1,6 „	1,3 „	1,0 „	„ „
„ III . . .	2,0 „	1,6 „	1,2 „	0,8 „	0,6 „	„ „
„ IV . . .	2,0 „	1,8 „	1,5 „	1,2 „	1,0 „	„ „
„ V . . .	2,0 „	1,6 „	1,1 „	0,7 „	0,3 „	„ „

Ich führe diesen Versuch mit an, weil er in Probe III einen auffällig atypischen Verlauf hatte, der sonst nie wieder beobachtet wurde. Die Hemmung war hier recht wenig ausgesprochen. Woran dies lag, weiß ich nicht zu sagen. Ich glaube jedoch nicht, daß die Antioxydase von *Faba* auf Lupinenoxydase weniger wirksam ist als auf *Faba*-Oxydase. Wenigstens war das Antienzym von *Lupinus*- und *Faba*-Oxydase (Probe IV) gut wirksam.

Nimmt man, wie dies in der Reihe der nun folgenden Versuche geschah, zwei systematisch fernstehende Objekte in Untersuchung, so ist niemals ein hemmender Effekt von Antioxydase der einen Art auf die Oxydase der zweiten Art zu beobachten.

Vers. VII. Antienzym und Oxydase bei geotropisch gereizten Wurzelspitzen von *Lupinus albus* und *Zea Mays*. Es waren sechs Proben aufgestellt. Material von Probe I waren je 50 gereizte und ungereizte Wurzelspitzen der Lupine. Probe II, je 50 gereizte und ungereizte Wurzelspitzen von Mais. Probe III, 100 ungereizte Wurzelspitzen von Mais. Probe IV, 50 ungereizte Wurzelspitzen von Lupine und 50 gereizte von *Zea*. Probe V, 50 gereizte Spitzen von Lupine und 50 ungereizte von *Zea*. Probe VI, je 50 gereizte Wurzelspitzen von *Zea* und *Lupinus*.

	31. Dez.	4. Jan.	9. Jan.	14. Jan.	19. Jan.	
Probe I . . .	2,1 ccm	1,7 ccm	1,5 ccm	1,3 ccm	1,0 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
„ II . . .	2,1 „	1,7 „	1,5 „	1,2 „	1,0 „	„ „
„ III . . .	2,1 „	1,5 „	1,2 „	0,8 „	0,5 „	„ „
„ IV . . .	2,1 „	1,5 „	1,2 „	0,9 „	0,6 „	„ „
„ V . . .	2,1 „	1,5 „	1,2 „	0,9 „	0,6 „	„ „
„ VI . . .	2,1 „	1,6 „	1,4 „	1,2 „	1,0 „	„ „

Der Verlauf der Mischproben IV und V zeigte demnach keinen Unterschied von der „ungereizten Probe“ VI; es war also keine Hemmung durch das Antienzym der einen auf die Oxydasenwirkung der anderen Pflanzenspezies vorhanden. Versuchsprobe VI demonstrierte, daß eine Verstärkung der hemmenden Wirkung beider Antienzyme in Mischproben nicht stattfindet. Das *Zea*-Antienzym muß also vom Lupinenantienzym eben so verschieden sein, wie beide Wurzelspitzenoxydasen nicht identisch sein können. Analoge Folgerungen ergeben sich aus den nun angeschlossenen Versuchen.

Vers. VIII. Die Antienzyme geotropisch gereizter Lupinenwurzelspitzen und geo- wie phototropisch gereizter Keimscheidenspitzen von *Avena sativa*. Fünf parallele Proben. Material von Probe I: 100 ungereizte Wurzelspitzen von

Lupinus albus. Von Probe II: 50 ungereizte Lupinenwurzelspitzen und 50 ungereizte *Avena*-Keimscheiden. Probe III: je 50 gereizte und ungereizte Lupinenwurzelspitzen. Probe IV: 50 ungereizte Lupinenwurzelspitzen und 50 geotropisch gereizte Keimscheiden von *Avena.* Probe V: 50 ungereizte Lupinenwurzelspitzen und 50 phototropisch induzierte Keimscheiden von *Avena.*

	11. Jan.	16. Jan.	21. Jan.	26. Jan.	
Probe I	2,0 ccm	1,6 ccm	1,1 ccm	0,6 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
„ II	2,0 „	1,5 „	1,0 „	0,5 „	„ „
„ III	2,0 „	1,8 „	1,6 „	1,3 „	„ „
„ IV	2,0 „	1,6 „	1,1 „	0,6 „	„ „
„ V	2,0 „	1,6 „	1,1 „	0,5 „	„ „

Mischprobe IV und V zeigten demnach keine Hemmung des oxydasischen Effektes, sondern denselben Verlauf wie die „ungereizten Proben“ I und II.

Vers. IX. Die Antienzyme aus geotropischen Lupinenwurzeln und aus geotropischen und phototropischen Hypokotylen von *Sinapis alba.* Fünf parallele Proben. Material von Probe I: 100 ungereizte Wurzelspitzen von *Lupinus.* Probe II: 50 ungereizte Wurzelspitzen von *Lupinus* und 50 ungereizte *Sinapis* Hypokotyle. Probe III: 50 ungereizte Spitzen von Lupinenwurzeln und 50 geotropisch gereizte Hypokotyle von *Sinapis.* Probe IV: 50 ungereizte Wurzelspitzen von *Lupinus* und 50 phototropisch gereizte Hypokotyle von *Sinapis.* Probe V: Je 50 geotropisch und phototropisch gereizte Hypokotyle von *Sinapis.*

	21. Jan.	26. Jan.	31. Jan.	5. Febr.	10. Febr.	
Probe I . . .	2,1 ccm	1,6 ccm	1,1 ccm	0,6 ccm	0,2 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
„ II . . .	2,1 „	1,5 „	1,0 „	0,5 „	0,2 „	„ „
„ III . . .	2,1 „	1,6 „	1,1 „	0,6 „	0,2 „	„ „
„ IV . . .	2,1 „	1,6 „	1,1 „	0,6 „	0,2 „	„ „
„ V . . .	2,1 „	1,8 „	1,5 „	1,1 „	0,7 „	„ „

III und IV hatten demnach denselben Verlauf wie Probe II. Es war also das *Sinapis*-Antienzym auf die *Lupinus*-Oxydase ohne Wirkung.

Vers. X. Antienzyme aus geotropisch gereizten Wurzelspitzen von *Lupinus* und *Cucurbita Pepo.* Fünf parallel gehende Proben. Probe I bereitet aus 50 ungereizten Wurzelspitzen von *Lupinus* und 50 geotropisch gereizten von *Cucurbita.* Probe II: aus 50 geotropisch gereizten Spitzen von *Lupinus* und 50 ungereizten von *Cucurbita.* Probe III: aus je 50 geotropischen und

ungereizten Wurzelspitzen von *Lupinus*, Probe IV: aus je 50 geotropischen und ungereizten Wurzelspitzen von *Cucurbita*. Probe V: aus je 50 ungereizten Wurzelspitzen von *Lupinus* und *Cucurbita*.

	10. Febr.	15. Febr.	20. Febr.	25. Febr.	
Probe I	2,0 ccm	1,6 ccm	1,1 ccm	0,7 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
„ II	2,0 „	1,6 „	1,1 „	0,7 „	„ „
„ III	2,0 „	1,8 „	1,6 „	1,3 „	„ „
„ IV	2,0 „	1,7 „	1,5 „	1,3 „	„ „
„ V	2,0 „	1,5 „	1,0 „	0,6 „	„ „

Die Mischproben (I und II) entsprachen in ihrem Verlaufe nicht den Proben III und IV, sondern der „ungereizten Probe“ V. Demnach hatten die Antienzyme beider Spezies nicht auf die Oxydase der anderen Art einzuwirken vermocht.

Diese experimentellen Erfahrungen zeigten uns unzweideutig, daß die enzymatischen Hemmungsstoffe, welche bei geotropischer Reizung von Wurzeln und Hypokotylen produziert werden, ebenso wie die Substanzen, welche nach phototropischer Reizung auftreten, nur bei nahe verwandten Pflanzen identisch sind. Da besteht aber augenscheinlich keine Differenz zwischen den Antistoffen aus den verschiedenen Organen einer Pflanzenart. Auch scheinen die Antistoffe, welche bei Geotropismus auftreten, mit jenen, die nach phototropischer Reizung konstatiert wurden, vollkommen identisch zu sein. Bei systematisch fernstehenden Pflanzen sind hingegen, wie unsere Versuche gezeigt haben, die Antistoffe sicher verschieden; aber nicht nur die Antistoffe der Oxydasen, sondern auch die Oxydasen selbst müssen different sein. Wir kamen so zu ganz denselben Ergebnissen, wie sie seit einigen Jahren bezüglich der tierischen Antienzyme erhalten wurden. Die Auffassung, daß unsere bei tropistischen Reizungen in pflanzlichen Organen beobachteten enzymartigen Antistoffe direkt als Antienzyme, resp. Antioxydasen anzusehen sind, wurde mithin auf eine sichere Basis gestellt. Zugleich ergab sich uns zum erstenmale auf dem Gebiete der pflanzlichen Enzymlehre ein Beweis dafür, daß die gleichartig wirkenden Enzyme nur bei nahe verwandten Pflanzen identisch sind, sonst aber von vornherein als verschiedene Stoffe angesehen werden müssen. So ist vorauszusehen, daß Malzdiastase und Kartoffeldiastase ebenso wenig identisch sein können, als die Oxydasen beider Pflanzenspezies. Sache weiterer biochemischer Forschung wird es sein, auch für jene anderen Enzyme den strengen Beweis der spezifischen Verschiedenheit zu erbringen.

Nachdem ich in die Lage gesetzt war, die Hemmung der Oxydation der Homogentisinsäure nach tropistischen Reizungen auf die Produktion von Antioxydasen zurückzuführen, schien es noch von hohem Interesse zu sein, die Art der Wirkung dieser Antioxydasen näher zu präzisieren. Es galt auch hier die reichen Erfahrungen der medizinischen Forscher auf dem Gebiete der Antistoffe heranzuziehen. Eine Reihe von Arbeiten haben erwiesen, daß bei der Absättigung durch Antistoffe, zB. bei der Aufhebung von Toxinwirkungen durch antitoxinhaltige Immunsera, keine Zerstörung des Toxins mitspielt, sondern, daß es sich um eine gegenseitige Bindung beider Stoffe handelt. Dies läßt sich leicht durch Anwendung höherer Temperaturen auf das toxin-antitoxinhaltige Serum dartun. Dieses Serum gewinnt nämlich bei einer gewissen Temperatur, welche unter der für das Toxin deletären Temperatur liegt, neuerlich seine toxischen Eigenschaften. Die Antitoxine werden nämlich meist bei einer niedrigeren Temperatur zerstört, als die Toxine. Diese Wirkung trifft nun das Antitoxin offenbar auch in Verbindung mit dem Toxin, wodurch letzteres wieder frei und wirksam wird.

Es wurde nun als Ziel der folgenden Versuche gesteckt, zu erfahren, ob auch bei unserer Antioxydasewirkung verwandte Verhältnisse vorliegen.

Jeder Versuch bestand aus zwei parallel gehenden Proben. Die eine von diesen wurde aus 100 ungereizten Wurzelspitzen von *Lupinus albus* bereitet, die andere aus 100 geotropisch gereizten Wurzelspitzen derselben Pflanze. Durch Zusatz von „Homogentisinsäurelösung“ wurden beide Proben auf dasselbe Volum und denselben Silbertiter gebracht. Beide Proben blieben nun fünf Tage im Brutschrank bei 28° C. stehen. Nach dieser Zeit wurden 5 ccm jeder Probe abpipettiert und mit $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ in gewohnter Weise titriert. War eine sichere Differenz zwischen beiden Proben vorhanden und der Titer der ungereizten Probe deutlich niedriger, als der Titer der gereizten, so wurde der oben erwähnte Temperatureinfluß bei der gereizten und ungereizten Probe ausgeübt. Zu diesem Behufe war ein Ostwaldscher Wasserthermostat, ausreguliert auf den anzuwendenden Temperaturgrad, bereit gestellt worden. Die beiden Erlenmeyer-Kölbchen wurden nun für eine bestimmte Zeit in das Wasser des Thermostatengefäßes bis an den Hals versenkt (Vorwärmung). Nach Ablauf dieser Zeit,

welche meist eine Stunde in den nachfolgenden Versuchen betrug, wurden die Proben aus dem Thermostaten wieder herausgenommen, und in den Brutschrank zurückgestellt. Nach fünf Tagen wurde ihr Silberwert wieder in üblicher Weise bestimmt und so fort in fünftägigen Zwischenräumen. Die Ergebnisse dieser Versuche waren im einzelnen folgende.

Vers. I. Vorwärmung auf 70° C. durch 1 Stunde.

	3. März	8. März		13. März	18. März	
Ungereizt .	2,0 ccm	1,6 ccm	Vorwärmung nach der Titrierung	1,5 ccm	1,5 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Gereizt .	2,0 „	1,8 „		1,7 „	1,7 „	„ „

Der angewendete Temperatureffekt hatte somit sowohl Oxydase wie Antioxydase augenscheinlich zerstört.

Vers. II. Vorwärmung auf 65° C. durch 1 Stunde.

	15. März	18. März		23. März	28. März	
Ungereizt .	2,1 ccm	1,6 ccm	Vorwärmung nach der Titrierung	1,6 ccm	1,5 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Gereizt .	2,1 „	1,8 „		1,8 „	1,7 „	„ „

Auch hier hatte offenbar die Vorwärmung Oxydase wie Antioxydase zerstört.

Vers. III. Vorwärmung auf 63° C. durch 1 Stunde.

	23. März	28. März		2. April	7. April	
Ungereizt .	2,0 ccm	1,6 ccm	Vorwärmung nach der Titrierung	1,5 ccm	1,5 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Gereizt .	2,0 „	1,7 „		1,6 „	1,6 „	„ „

Derselbe Effekt wie in den beiden voranstehenden Versuchen. Doch wird die Grenze schon im nächsten Versuche sichtbar:

Vers. IV. Vorwärmung auf 62° C. durch 1 Stunde.

	18. März	23. März		28. März	2. April	7. April	
Ungereizt	2,0 ccm	1,6 ccm	Nach Titr. Vorwärm.	1,3 ccm	1,0 ccm	0,7 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Gereizt .	2,0 „	1,7 „		1,5 „	1,2 „	0,8 „	„ „

Am 18. April reduzierte keine der beiden Proben mehr ammoniakalische Silberlösung. Daraus folgt, daß die Oxydase ihre Wirksamkeit durch das Erwärmen auf 62° durch 1 Stunde nicht verloren hatte. Die Antioxydase in der gereizten Probe mußte jedoch durch die genannte Vorwärmung vernichtet worden sein, da beide Proben gleich verliefen.

Die folgenden Versuche zeigten, daß niedrigere Temperaturen als 62° C., selbst bei doppelt so langer Einwirkungsdauer, auch

das Antienzym unbeschädigt lassen, so daß die Oxydationshemmung in der gereizten Probe wie sonst normal hervortritt.

Vers. V. Vorwärmung auf 61° durch 1 Stunde.

	28. März	2. April		7. April	
Ungereizt . . .	2,0 ccm	1,6 ccm	Danach Vorwärmung	1,2 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Gereizt	2,0 "	1,8 "		1,6 "	" "

Vers. VI. Vorwärmung auf 60° C. durch 2 Stunden.

	8. März	13. März		18. März	23. März	28. März	
Ungereizt	2,0 ccm	1,5 ccm	Danach Vorwärm.	1,1 ccm	0,7 ccm	0,3 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Gereizt .	2,0 "	1,8 "		1,6 "	1,3 "	1,0 "	" "

Vers. VII. Vorwärmung auf 60° C. durch 1 Stunde.

	26. Febr.	3. März		8. März	13. März	
Ungereizt .	2,1 ccm	1,6 ccm	Danach Vorwärm.	1,1 ccm	0,7 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Gereizt .	2,1 "	1,8 "		1,5 "	1,3 "	" "

Die angeführte Versuchsreihe steht in völliger Analogie zu den Erfahrungen über die Toxin-Antitoxingemische. In dem einen wie in dem anderen Falle kann es sich nicht um eine Vernichtung des Enzyms resp. Toxins durch die Antisubstanz handeln, sondern nur um eine Bindung, deren Natur noch näher zu bestimmen bleibt. Aber auch in der Bindung läßt sich der Antistoff, weil schon bei etwas niederer Temperatur zerstörbar, unbeschadet der Wirkung des Paarlings zerstören. Den chemischen Auffassungen über Verbindungen widerspricht diese Tatsache nicht, indem in gewissen Reaktionen partieller Abbau des Moleküls erfolgen kann, ohne daß der andere Komplex der Verbindung eine Änderung erfährt. So ist zB. das Amygdalin bekanntlich eine esterartige Verbindung von Mandelsäurenitril mit Maltose, oder von Mandelsäurenitrilglykosid mit Traubenzucker. Die Wirkung von Emulsin zerstört in dieser chemischen Verbindung wohl die Mandelsäurenitrilgruppe, nicht aber den Traubenzucker, welcher sodann wieder als freie Glukose nachweisbar wird. Alkalien führen unter gleichfalls einseitiger Wirkung auf die Mandelsäurenitrilgruppe das Amygdalin über in Ammoniak und Amygdalinsäure oder Mandelsäuremaltosid. Ähnliche Beispiele bietet speziell die Alkaloidchemie in Menge.

Wir sind daher im Rechte, die Hemmung der Homogentisinsäureoxydation bei tropistischen Reizungen von Pflanzenorganen zu erklären durch Produktion einer spezifisch wirksamen Antioxydase

Die folgenden Versuche waren im wesentlichen den bereits beschriebenen nachgebildet. Zwei geräumige Glaswannen waren bereit gestellt: die eine mit Leitungswasser beschickt, die andere mit der verdünnten Chloroformlösung gefüllt. Die Temperatur beider Flüssigkeiten wurde gleich gestellt. In jede Wanne kamen je zwei Holzgestelle mit je 100 Wurzeln, eines aus jedem Paar wurde nach einstündigem Vertikalstehen der Wurzeln um 90° gedreht, sodaß die Wurzeln horizontal gerichtet wurden. Die Induktionszeiten waren in den einzelnen Versuchen verschieden gewählt. Bezüglich der übrigen Details sei auf die bereits angeführten Versuche verwiesen. Ich beschränke mich darauf, den Rückgang des Reduktionswertes in den einzelnen Versuchen anzugeben.

Vers. V. Chloroformlösung: Zehn Teile Leitungswasser auf einen Teil chloroformgesättigten Wassers. Temperatur: 16° C. Reizungsdauer sechs Minuten. Kontrolle wie üblich in 5 tägigen Intervallen mit je 5 ccm der Digestionsprobe.

		27. Nov.	2. Dez.	7. Dez.	12. Dez.	17. Dez.	
In Wasser	ungereizt .	3,0 ccm	2,5 ccm	2,0 ccm	1,6 ccm	1,2 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
	gereizt . .	3,0 „	2,7 „	2,4 „	2,1 „	1,8 „	„ „
In Chloroformlösung	ungereizt .	3,0 „	2,5 „	2,1 „	1,7 „	1,3 „	„ „
	gereizt . .	3,0 „	2,7 „	2,4 „	2,1 „	1,8 „	„ „

Demnach ausgesprochene Antifermentreaktion im Chloroformversuch nur an den geotropisch gereizten Objekten.

Vers. VI. Chloroformlösung: Ein Teil chloroformgesättigten Wassers auf acht Teile Leitungswasser. Temperatur: 15° C. Reizungsdauer zehn Minuten.

		1. Dez.	6. Dez.	11. Dez.	16. Dez.	21. Dez.	
In Wasser	ungereizt .	3,0 ccm	2,5 ccm	2,1 ccm	1,6 ccm	1,1 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
	gereizt . .	3,0 „	2,7 „	2,4 „	2,1 „	1,8 „	„ „
In Chloroformlösung	ungereizt .	3,0 „	2,6 „	2,2 „	1,8 „	1,4 „	„ „
	gereizt . .	3,0 „	2,8 „	2,6 „	2,4 „	2,2 „	„ „

Im Chloroformversuch vollzieht sich hier der Rückgang etwas langsamer als im Wasserversuch an den ungereizten Objekten, ebenso ist aber auch die Hemmung der Oxydation bei den gereizten Objekten im Chloroformversuche stärker als im Begleitversuche, weswegen das Verhalten der ungereizten Wurzelspitzen im Chloroformversuche wohl nicht als Antifermentreaktion gelten kann.

Vers. VII. Chloroformlösung bestehend aus einem Teil chloroformgesättigten Wassers auf acht Teile Leitungswasser. Temperatur 16° C. Reizungsdauer sechs Minuten.

		26. Nov.	1. Dez.	6. Dez.	11. Dez.	16. Dez.	21. Dez.	
In Wasser	ungereizt	3,0 ccm	2,5 ccm	2,0 ccm	1,5 ccm	1,0 ccm	0,6 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
	gereizt .	3,0 „	2,8 „	2,6 „	2,4 „	2,2 „	2,0 „	„ „
In Chloroformlösung	ungereizt	3,0 „	2,7 „	2,3 „	1,8 „	1,3 „	0,8 „	„ „
	gereizt .	3,0 „	2,7 „	2,4 „	2,1 „	1,8 „	1,5 „	„ „

Während der Rückgang beider ungereizten Proben kaum über die Fehlergrenze hinaus differierte, fiel die Antifermentreaktion der gereizten Wurzeln bei der chloroformierten Partie merklich schwächer aus.

Vers. VIII. Chloroformlösung: Ein Teil chloroformgesättigten Wassers auf sieben Teile Leitungswasser. Temperatur 16° C. Reizungsdauer sechs Minuten.

		23. Nov.	28. Nov.	3. Dez.	8. Dez.	13. Dez.	18. Dez.	
In Wasser	ungereizt	3,0 ccm	2,5 ccm	2,0 ccm	1,6 ccm	1,2 ccm	0,8 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
	gereizt .	3,0 „	2,7 „	2,4 „	2,1 „	1,8 „	1,5 „	„ „
In Chloroformlösung	ungereizt	3,0 „	2,5 „	2,1 „	1,6 „	1,1 „	0,7 „	„ „
	gereizt .	3,0 „	2,7 „	2,4 „	2,1 „	1,8 „	1,5 „	„ „

Drei der chloroformierten Wurzeln wurden nicht dekapitiert und im dampfgesättigten Luftraum horizontal stehend weiter kultiviert. Nach 24 Stunden war bei allen drei Wurzeln Längenzuwachs und intensive geotropische Krümmung eingetreten. Die Antifermentreaktion war, wie obige Tabelle zeigt, streng parallel bei den chloroformierten und nicht chloroformierten Objekten. Die ungereizten Wurzeln zeigten genau das gleiche Tempo bezüglich des Rückganges des Silbertiters im Chloroform- wie im Wasserversuche, und das Chloroform hatte keine Spur einer Oxydationshemmung der Homogentisinsäure erzeugt.

Vers. IX. Chloroformlösung: Ein Teil chloroformgesättigten Wassers auf sechs Teile Leitungswasser. Temperatur 16° C. Geotropische Induktion sechs Minuten.

		25. Nov.	30. Nov.	5. Dez.	10. Dez.	15. Dez.	20. Dez.	
In Wasser	ungereizt	3,0 ccm	2,5 ccm	2,0 ccm	1,6 ccm	1,1 ccm	0,6 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
	gereizt .	3,0 „	2,7 „	2,5 „	2,3 „	2,1 „	1,8 „	„ „
In Chloroformlösung	ungereizt	3,0 „	2,6 „	2,1 „	1,7 „	1,3 „	0,8 „	„ „
	gereizt .	3,0 „	2,7 „	2,4 „	2,1 „	1,8 „	1,6 „	„ „

Die ungereizten Wurzeln im Chloroformversuche zeigten hier eine innerhalb der Versuchsfehler liegende Erhöhung im Ag-Titer gegenüber den Vergleichswurzeln. Die Antifermentreaktion war bei den chloroformierten Wurzeln um einen innerhalb der Fehlergrenzen liegenden Betrag schwächer.

Vers. X. Chloroformlösung: Ein Teil chloroformgesättigten Wassers auf sechs Teile Leitungswasser. Temperatur 15° C. Geotropische Reizung zehn Minuten.

		30. Nov.	5. Dez.	10. Dez.	15. Dez.	20. Dez.	
In Wasser	ungereizt .	3,0 ccm	2,5 ccm	2,1 ccm	1,6 ccm	1,1 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
	gereizt . .	3,0 „	2,7 „	2,5 „	2,3 „	2,1 „	„ „
In Chloroformlösung	ungereizt .	3,0 „	2,5 „	2,1 „	1,6 „	1,1 „	„ „
	gereizt . .	3,0 „	2,7 „	2,4 „	2,1 „	1,8 „	„ „

Beide Parallelversuche nahmen somit fast genau denselben Verlauf.

Das Gesamtbild der Chloroformversuche läßt sich den gegebenen Daten zufolge entschieden nicht zugunsten der Ansicht verwerten, daß durch Chloroformwirkung eine der Antifermentreaktion entsprechende Stoffwechselveränderung erzeugt werden kann. Auch bei den stärksten noch anwendbaren Chloroformkonzentrationen tritt aber nach geotropischer Induktion die uns wohlbekannte Antifermentreaktion in voller Prägnanz auf und wird durch Narkose demnach nicht gehindert.

2. Versuche mit Antipyrindarreichung. Bei der Ermittelung der passenden Konzentration ergaben sich folgende Erfahrungen. Keimwurzeln von *Lupinus albus*, welche in einer Lösung von 0,1 % Antipyrin in Leitungswasser vier Stunden verharrt hatten, erholten sich, abgewaschen und im feuchten Raume aufgestellt, wieder. Nach 24 Stunden war ihr Längenwachstum aber noch geringer als das normale. Als eine Lösung von 0,2 % Antipyrin in ihrer Wirkung auf Lupinenwurzeln erprobt wurde, zeigte sich, daß die Objekte, nach vierstündigem Aufenthalt in der Antipyrinlösung abgewaschen und im feuchten Raum aufgestellt, auch nach 24 Stunden noch kein Längenwachstum erfahren hatten; erst nach 48 Stunden zeigte sich an ihnen, falls horizontal aufgestellt, eine schwache Krümmung erdwärts als Zeichen der beginnenden Reaktionsfähigkeit.

Im nachfolgenden Versuche wurde auf Grund dieser Erfahrungen eine Antipyrinlösung 1 : 1000 in Leitungswasser verwendet. Die Art der Aufstellung des Versuches entsprach sonst genau den Chloroformversuchen, welche oben beschrieben wurden. Die Temperatur des Leitungswassers wie der Antipyrinlösung in den Glaswannen war dieselbe und betrug 15,5° C. Die Dauer der geotropischen Reizung war 30 Minuten. Die Untersuchung des

Rückganges der Silberreduktion in den aufgestellten vier Digestionsproben aus je 100 Wurzelspitzen hatte folgende Ergebnisse.

		25. Mai	30. Mai	4. Juni	9. Juni	14. Juni	19. Juni	
In Wasser	ungereizt	3,0 ccm	2,5 ccm	2,0 ccm	1,5 ccm	1,0 ccm	0,5 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
	gereizt .	3,0 „	2,7 „	2,5 „	2,2 „	1,9 „	1,6 „	„ „
In Antipyrinlösung	ungereizt	3,0 „	2,6 „	2,2 „	1,7 „	1,3 „	0,9 „	„ „
	gereizt .	3,0 „	2,7 „	2,4 „	2,1 „	1,8 „	1,5 „	„ „

Eine Verzögerung im Rückgange des Silbertiters war in der ungereizten Antipyrinprobe gegenüber der ungereizten Wasserprobe wohl unstreitig da, während beide gereizten Proben sich nicht unterschieden. Doch kann man diese Verzögerung auch diesmal kaum als eine der Antifermentreaktion gleichwertige Erscheinung auffassen.

Drei Wurzeln wurden nach Beendigung des Versuches in horizontaler Lage in der Antipyrinlösung belassen; sie waren noch am Abend des Versuchstages gerade, ohne Spur einer geotropischen Krümmung.

Ein weiterer Versuch geschah mit einer Antipyrinlösung 2 : 1000 in Leitungswasser. Die Temperatur war 20° C., die Dauer der geotropischen Reizung betrug sechs Minuten. Sonst alles wie im ersten Versuch.

		20. Juni	25. Juni	30. Juni	5. Juli	10. Juli	
In Wasser	ungereizt .	3,0 ccm	2,5 ccm	2,0 ccm	1,6 ccm	1,2 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
	gereizt . .	3,0 „	2,8 „	2,6 „	2,3 „	2,1 „	„ „
In Antipyrinlösung	ungereizt .	3,0 „	2,5 „	2,0 „	1,5 „	1,0 „	„ „
	gereizt . .	3,0 „	2,7 „	2,4 „	2,2 „	2,0 „	„ „

Hier waren somit beide Reihen von Proben so gut wie gleichverlaufend, womit unsere Ansicht über den Verlauf des ersten Versuches bekräftigt wird. Wir können daher nicht behaupten, daß eine typische Antifermentreaktion durch Einwirkung von Antipyrin auf Lupinenwurzeln hervorgerufen werden könne.

3. Versuche mit Säurewirkung. Als wir die kritische Säurekonzentration für Salzsäure und *Lupinus albus*-Keimwurzeln zu ermitteln trachteten, wendeten wir uns an die Erfahrungen, welche Kahlenberg und True[1]) über die Säurewirkungen, resp. die toxischen Wirkungen des Wasserstoff-Ions auf die Lupinenwurzeln gesammelt hatten. Diese Forscher hatten festgestellt, daß

1) L. Kahlenberg u. R. H. True, Journ. Americ. Medical Association, July 18, 1896; Botanic. Gazette, Vol. XXII, Nr. 2, August 1896.

eine Lösung von 1 Mol Salzsäure, oder einer anderen nicht viel weniger starken Säure, in 6400 Liter Wasser eben noch Längenwachstum von *Lupinus*-Keimwurzeln erlaubt. Unsere Versuche zeigten jedoch, daß diese Angaben offenbar nur für Keimlinge gelten, deren Kotyledonen nicht in die verdünnte Säure eintauchen; denn eine Salzsäure vom Gehalte 1 Mol oder 36,458 g HCl auf 6400 Liter Wasser tötet völlig submers gehaltene Lupinenwurzeln in weniger als sechs Stunden bei 20° C. sicher ab. Hingegen schädigt Salzsäure in einer Konzentration von 1 Mol auf 15000 Liter Wasser submers gehaltene Wurzeln binnen dieser Zeit nicht mehr dauernd. Diese Konzentration wurde demnach als für unseren Zweck passend ausgewählt.

Die Versuchstechnik war im übrigen wie bei den Chloroformversuchen. Die Wurzeln standen eine Stunde lang vertikal untergetaucht in der Säure resp. im Wasser und wurden hierauf in je einer Partie von 100 Wurzeln in den flüssigen Medien für eine Stunde horizontal umgelegt. Je eine andere Partie von 100 Wurzeln blieb in Salzsäure wie in Wasser vertikal gerichtet stehen. Daraufhin wurden die Wurzelspitzen zur Antifermentprobe wie gewöhnlich verarbeitet. Einige Keimlinge wurden in Wasser und in der Säure noch weiter horizontal stehend belassen. Die Wurzeln im Wasser krümmten sich nach 3 ½ Stunden geotropisch; die Wurzeln in der Salzsäure waren noch nach 18 Stunden gerade, hatten kein meßbares Längenwachstum erfahren, doch waren sie noch immer am Leben.

Die Antifermentprobe lieferte folgende Zahlen:

		2. Juli	7. Juli	12. Juli	
In Wasser	ungereizt .	3,0 ccm	2,5 ccm	2,0 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
	gereizt . .	3,0 „	2,7 „	2,4 „	„ „
In Salzsäure	ungereizt .	3,0 „	2,5 „	2,0 „	„ „
	gereizt . .	3,0 „	2,7 „	2,4 „	„ „

Somit keine Differenz zwischen den Kulturen in Salzsäure und in Wasser. Es folgt daraus, daß auch durch Säurewirkung keine der Antifermentreaktion vergleichbare Stoffwechselveränderung erzielbar war.

4. Versuche mit mechanischer Wachstumshemmung durch Eingipsen. Da es hier darauf ankam möglichst große widerstandsfähige Versuchsobjekte zu verwenden, wählten wir als Material die Keimlinge der großsamigen Varietät von *Vicia*

Faba. Die Keimlinge wurden behufs Applikation des Gipsverbandes in etwa 40 cm langen, aus zwei gegeneinander schräg geneigten Holzbrettchen gebildeten Trögen mittels Stecknadeln reihenweise in normaler Vertikalstellung angebracht. Die Tröge, deren Innenwand mit Paraffin bestrichen war, wurden nun mit dem dicken Gipsbrei gefüllt. Dadurch kamen die Wurzeln in die Gipshülle, welche durch passende Stellung der Wurzeln und allmähliches Anfüllen des Troges so hoch um die Keimlinge gelegt wurde, daß ein Teil der Kotyledonen mit eingegipst war, und mithin ein Widerlager gegen den Druck der Wurzel nach abwärts geschaffen war. In dem erstarrten Gips verblieben nun alle Wurzeln 24 Stunden in normaler Vertikalstellung. Es genügte zwei solche Tröge mit je 25 eingegipsten *Faba*-Wurzeln aufzustellen, um hinreichend Material zur Verfügung zu haben. Nach Ablauf dieser Zeit wurde einer der Tröge um 90° umgelegt, sodaß die darin enthaltenen Wurzeln horizontal lagerten. In dieser Stellung blieben sie eine Stunde lang. Die andere Partie von 25 Wurzeln blieb vertikal stehen. Nun wurden die Gipsblöcke aus den Trögen herausgenommen, und die Wurzeln vorsichtig aus ihrer harten Gipshülle befreit. Ihre Spitzen dienten zur Aufstellung der Antifermentprobe.

Mehrere Wurzeln waren über die nötige Anzahl vorhanden, um nach der Befreiung von der Gipshülle auf Wachstum und geotropische Reaktionsfähigkeit untersucht zu werden. Sie zeigten bei dieser Prüfung schon nach sechs Stunden langem Horizontalliegen eine deutliche geotropische Krümmung. Als Kontrollproben dienten Wurzeln, die in Sägemehl kultiviert waren.

Die vier Proben des Antifermentversuches bestanden sonach aus dem Material von je 25 Wurzelspitzen, mit Zusatz von 100 ccm reduzierenden Wurzelextraktes, von dem 10 ccm 2,5 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ entsprachen. Die Temperatur im Versuchsraume betrug während des Verlaufes des Experimentes 19° C. Die Reizungsdauer der Kontrollwurzeln war 30 Minuten; bei den eingegipsten Wurzeln 60 Minuten.

		28. Mai	2. Juni	7. Juni	12. Juni	17. Juni	
In Sägemehl	ungereizt .	2,7 ccm	2,2 ccm	1,7 ccm	1,2 ccm	0,7 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
	gereizt . .	2,7 „	2,4 „	2,1 „	1,8 „	1,5 „	„ „
Im Gipsverband	ungereizt .	2,7 „	2,3 „	1,9 „	1,4 „	0,9 „	„ „
	gereizt . .	2,7 „	2,4 „	2,1 „	1,8 „	1,5 „	„ „

Die Differenz im Endwerte bei den beiden ungereizten Proben ist nicht verwertbar, weil im Bereiche der Versuchsfehler gelegen. Die Antifermentreaktion ist bei den Gips- und Sägemehlwurzeln jedoch gleich stark ausgefallen. Der Versuch gibt uns sonach kein Recht zur Meinung, daß mechanische Wachstumshemmungen Stoffwechselvorgänge erzeugen könnten, welche der Antifermentreaktion nach geotropischer Reizung entsprechen würden.

5. Versuche mit traumatischen Einwirkungen. Um zu sehen, ob nicht traumatische Einflüsse eine der Antifermentreaktion analoge Veränderung im Stoffwechsel hervorrufen könnten, wurden Lupinenwurzeln, deren äußerste Spitze in der Länge von 1 mm entfernt worden war, bezüglich Antifermentreaktion mit normalen Wurzeln verglichen.

100 Keimwurzeln von *Lupinus albus* wurden in der angegebenen Weise dekapitiert und sodann in ihrer vertikalen Normalstellung in Sägemehl weiter kultiviert. Eine zweite Partie von 100 gleichen Wurzeln wurde gleichfalls in dieser Art dekapitiert, nach der Spitzenamputation jedoch für 30 Minuten im feuchten Sägemehl horizontal gelagert. Eine dritte Partie normalstehender und unverletzter 100 Wurzeln diente als Vergleichsprobe. Zur Aufstellung der Antifermentprobe wurden von allen drei Partien die vordersten 2 mm der Spitzen abgeschnitten und verarbeitet. Der Rückgang der Silberreduktion erfolgte in der nachfolgend dargestellten Weise.

	30. Juni	5. Juli	10. Juli	15. Juli	20. Juli	
Normale Wurzeln . . .	2,0 ccm	1,6 ccm	1,2 ccm	0,7 ccm	0,0 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Dekapit. Vertikal . . .	2,0 „	1,6 „	1,2 „	0,7 „	0,0 „	„ „
Dekapit. Horizontal . .	2,0 „	1,8 „	1,6 „	1,3 „	0,7 „	„ „

Während die Antifermentreaktion auf die geotropische Reizung hin trotz erfolgter Dekapitierung deutlich erkennbar war, ergab sich kein Anhaltspunkt dafür, daß das Trauma allein genügt, um eine Oxydationsverzögerung der Homogentisinsäure im lebenden Gewebe zu veranlassen.

6. Versuche über Lichtwirkung. Um zu untersuchen, ob Einfluß starker Beleuchtung vielleicht imstande sei, bei den Keimwurzeln der weißen Lupine Stoffwechselvorgänge hervorzurufen, welche als Antifermentreaktion gedeutet werden könnten, gingen wir in folgender Weise vor. In zwei gleichen Glasgefäßen, die als „feuchter Raum“ eingerichtet waren, und welche rechteckigen Quer-

schnitt besaßen, wurden je 70 Lupinenwurzeln in vertikaler Stellung fixiert; die Kotyledonen waren gut in nasser Baumwolle verpackt. Eine Glaswanne wurde durch einen Blechsturz verdunkelt; die andere wurde von zwei entgegengesetzten Seiten her mittels Gasglühlicht gleich stark beleuchtet, die Lampen standen 1 m vom Glasgefäße entfernt, und die Dauer der Lichtwirkung war auf zwei Stunden bemessen. Die Temperatur betrug 20—20,5° C. in der Umgebung der Glasgefäße.

Die Aufstellung der Antifermentproben erfolgte in gewohnter Weise. Den verriebenen Wurzelspitzen wurden je 50 ccm „Homogentisinsäure“ (10 ccm = 2,3 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$) und 30 ccm Wasser zugefügt. Die Volumina und der Anfangstiter wurden genau gleichgestellt. Die fortlaufende Untersuchung ergab folgende Resultate:

	22. April	27. April	2. Mai	7. Mai	
Beleuchtet . .	2,0 ccm	1,7 ccm	1,2 ccm	0,8 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Unbeleuchtet .	2,0 „	1,6 „	1,1 „	0,7 „	„ „

Ein Unterschied im Verhalten der beleuchteten und unbeleuchteten Wurzeln war somit nicht aufzufinden. Wir besitzen demnach auch kein Recht zur Vermutung, daß es etwa durch Lichteinfluß gelingen könne, unabhängig von tropistischen Erregungen eine „Antifermentreaktion“ in lebenden Wurzelspitzen zu erzielen. Es wird jedoch im nächsten Paragraphen zu zeigen sein, daß andererseits in der Tat das Licht unter allen Bedingungen, wo es als tropistischer Reizfaktor auftritt, Antifermentreaktion veranlaßt. Man darf gerade in diesem Momente einen bedeutungsvollen Hinweis dafür erblicken, daß die in der Antifermentreaktion nachweisbaren Stoffwechselvorgänge bei den tropistischen Reizvorgängen eine wesentliche Rolle spielen und nicht etwa Prozesse berühren, welche weit verbreitet als Zeichen verschiedener Störung im Laufe der normalen Lebensvorgänge vorkommen können.

Die gleichen, ausschließlich negativen Resultate ergaben mir die Nachforschungen über Antifermentreaktion nach Einwirkung von abnorm niederen und abnorm hohen Temperaturen. Auch Alkalien wurden ähnlich wie Säuren in ihrer Wirkung untersucht — gleichfalls mit negativem Resultate. Ich gehe auf diese Versuche hier nicht näher ein, wie auch auf andere Reihen von Experimenten, welche noch nicht abgeschlossen sind und bisher ausschließlich negative Ergebnisse hinsichtlich Erzielung von Antifermentreaktion ohne tropistische Reizung geliefert haben. Wie

ich bereits eingangs dieses Abschnittes hervorgehoben habe, wäre es zum Verständnisse der Rolle und des physiologischen Charakters der Antifermentreaktion von höchster Bedeutung, ein Pflanzenmaterial und Versuchsbedingungen aufzufinden, welche uns gestatten würden, unabhängig von irgend einem Tropismus die Antifermentreaktion zu erhalten. Dies war bisher leider noch nicht möglich, und deshalb müssen diese Untersuchungen fortgesetzt werden.

Wenn nun auf der anderen Seite geotropische und andere tropistische Reizungen ausnahmslos und regelmäßig von dieser eigentümlichen Störung bestimmter Oxydationsvorgänge begleitet werden; wenn wir sehen, daß diese „Antifermentreaktion“ nicht nur unter normalen Lebensbedingungen, sondern auch unter abnormen Verhältnissen der verschiedensten Art die tropistischen Reizungen begleitet; so werden wir wohl kaum umhin können, unsere Meinung dahin zu bilden, daß die Antifermentreaktion einen neuen bisher unbekannt gebliebenen Faktor in den durch tropistische Reize ausgelösten physiologischen Erscheinungen darstellt. Die Antifermentreaktion ist nirgends als etwas Pathologisches, aber ungemein häufig als physiologischer Vorgang aufzufinden.

Ich glaube deshalb nicht, daß man sich der vorsichtigen Äußerung Nolls[1]) anschließen kann, wonach die von mir aufgefundenen Stoffwechselveränderungen als Ausdruck einer allgemeinen Störung des Normalbefindens bei eintretenden anormalen Bedingungen anzusehen wären, — außer man würde (was ja mit einer gewissen Berechtigung geschehen kann) auch die äußerlich sichtbaren tropistischen Krümmungen als einen derartigen Ausdruck einer allgemeineren Störung des Normalbefindens bei eintretenden anormalen Bedingungen ansehen. Denn Krümmungen und Antifermentreaktion gehen ja, soweit erstere nicht durch abnorme Bedingungen unmöglich gemacht sind, streng miteinander parallel. Die in der Konstatierung der Antifermentreaktion angewendete Digestionsmethode erlaubt auch nicht mehr den naheliegenden Einwand, die zwischen tropistisch gereizten und ungereizten Objekten gefundenen Differenzen in der Oxydationsverzögerung auf individuelle Variationen zurückzuführen. Einmal werden 100 Wurzeln auf einmal verarbeitet, so daß nur größere Mittelwerte herangezogen werden. Dann gestattet es die ange-

---

1) F. Noll, Botan. Zeitg. 1903, II. Abteil., p. 356.

wendete Methode durch beliebig hohen Zusatz reduzierenden Wurzelextraktes und beliebige Verlängerung der Beobachtungszeit die Differenzen so groß anwachsen zu lassen, daß von einer Täuschung durch individuelle Schwankungen und Beobachtungsfehler nicht im entferntesten mehr die Rede sein kann. Differenzen von 0,2 ccm Silberlösung berücksichtigten wir nie; erst von einer Differenz an, die mindestens 0,4 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ betrug, wurde der Unterschied als beachtenswert beurteilt. Um solche Beträge kann man sich bei der Silbertitration nicht mehr irren. Wenn Noll (a. a. O.) fand, daß „die Zahlen im Kontrollversuche für individuell so voneinander abweichende Objekte wie Wurzeln, auffallend übereinstimmen", so ist daran zu erinnern, daß in allen Fällen, wie oben dargetan, zu Anfang des Versuches eine genau bekannte Menge reduzierenden Extraktes zugefügt wurde, und der Anfangstiter auf denselben Wert gestellt wurde. Der Rückgang dieses identischen Anfangstiters erfolgte nun in einem Tempo, dessen Schwankungen für die Messungsmethode nicht mehr nachweisbar waren; die Schwankungen im Antienzymgehalte von je 100 Wurzelspitzen (auf die es ja hierbei offenbar ankommt) sind also so gering, daß sich keine meßbaren Unterschiede äußern. Jeder Biochemiker wird angesichts der so kleinen Enzymquantitäten, die hier eine Rolle spielen, kaum ein anderes Resultat erwarten.

War es mithin bisher nicht möglich durch Einwirkung der verschiedensten abnormen Lebensbedingungen auf reizbare Pflanzenorgane etwas Näheres über die physiologische Rolle der Antifermentreaktion experimentell zu erfahren, so haben unsere Versuche das allgemeine Ergebnis gehabt, daß sie zeigen konnten, wie die Antifermentreaktion nur immer mit tropistischen Vorgängen verknüpft auftritt und daher in irgend einer Beziehung zu diesen Prozessen zu stehen scheint.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Die in allen Wurzelspitzen vorkommenden ammoniakalische Silbernitratlösungen beim Erwärmen stark reduzierenden Stoffe bestehen wesentlich aus oxydativen Abbauprodukten des Tyrosins, und zwar wahrscheinlich zum größten Teile aus Homogentisinsäure. Dieselbe läßt sich bei Anwendung von 100 Wurzelspitzen nach dem modifizierten Verfahren von Wolkow und Baumann bereits hinreichend genau titrimetrisch bestimmen.

Es läßt sich analytisch beweisen, daß die Verstärkung der Silberreduktion in Wurzelspitzen nach geotropischer Reizung nur von einer Vermehrung dieser Stoffe bedingt ist. Annähernd läßt sich sagen, daß der Gehalt ungereizter Wurzelspitzen an jenen Substanzen etwa 16%, in gereizten Wurzelspitzen etwa 20% betragen dürfte.

In dem Wurzelspitzengewebe ist ein auf Phenole wirksames oxydierendes Enzym reichlich enthalten (Phenolase), welches auf Homogentisinsäure kräftig einwirkt. Hierbei verschwindet die Silberreduktion sehr rasch. Dieser Vorgang läßt sich auch an dem zu Brei zerquetschten Gewebe von Wurzelspitzen analytisch verfolgen. Es wurde eine quantitative (titrimetrische) Methode ausgearbeitet, welche es gestattet, den Rückgang der Fähigkeit ammoniakalisches Silbernitrat zu reduzieren an solchen „Autodigestionsproben" kontinuierlich zu kontrollieren. Es erwies sich, daß sich dieser Reduktionsrückgang an Autodigestionsproben aus vorher geotropisch gereizten Wurzelspitzen konstant viel langsamer vollzieht, als an „ungereizten Proben". Dieser Umstand beweist, daß die nach tropistischen Reizungen nachweisbare Anhäufung von Phenolsäuren nicht durch Mehrproduktion dieser Säuren bedingt ist, sondern durch Hemmung ihrer oxydativen Weiterverarbeitung im Stoffwechsel. Diese Hemmung beruht nun nicht auf einer Minderproduktion an der auf Homogentisinsäure wirksamen Phenolase, sondern auf der Produktion eines spezifischen Hemmungsstoffes nach erfolgter tropistischer Reizung.

Dieser Hemmungsstoff ist nach allen seinen Eigenschaften ein Antienzym, spezifisch auf die Wurzelspitzenoxydase wirksam, und somit als Antioxydase (Antiphenolase) zu bezeichnen. Diese Antioxydase ist nur bei systematisch nahe verwandten Pflanzen identisch, ebenso aber auch die Phenolase.

Durch titrimetrische Verfolgung des Rückganges der Silberreduktion in zwei parallel gehenden Autodigestionsproben läßt sich die Produktion jenes Antienzyms leicht sicherstellen. Ich bezeichne diese Methode als „Antifermentreaktion".

Die Antifermentreaktion wird an Keimwurzeln nicht ausgelöst durch Chloroformnarkose, Sauerstoffbeschränkung, Antipyrinwirkung, Wirkung von Säuren oder Alkalien, noch durch mechanische Wachstumshemmung mittels Gipsverband, noch durch traumatische Einflüsse, noch durch allseitige Lichtwirkung. Sie konnte bisher ausschließlich bei tropistischen Vorgängen sichergestellt werden.

Oxydative Stoffwechselvorgänge bei pflanzlichen Reizreaktionen.

(II. Abhandlung.)

Von

Friedrich Czapek,

unter Mitwirkung von

Rudolf Bertel.

(Ausgeführt mit Unterstützung der Gesellschaft zur Förderung Deutscher Wissenschaft, Kunst und Literatur in Böhmen.)

V. Welche Tropismen sind von Homogentisinsäure-Ansammlung und von Antifermentreaktion begleitet?

Aus dem bisher mitgeteilten Tatsachenmaterial ergibt sich wohl zur Genüge, daß geotropische Reizerscheinungen in weitestem Umfange von Antifermentreaktion begleitet werden. Es wird unsere Aufgabe in den folgenden Abschnitten sein, noch näher auf die Rolle der Antifermentreaktion bei geotropischen Vorgängen einzugehen. Hier ist es vorerst unsere Sache die Frage zu beantworten, welche Tropismen es überhaupt sind, in deren Gefolge Antifermentreaktion auftritt. Auch dies ist eine Angelegenheit, welche ich bisher nur unvollständig zu prüfen in der Lage war. Eine ganze Reihe von bekannten tropistischen Reizerscheinungen harrt noch der Untersuchung. Wichtig ist es sodann, die verschiedenen tropistisch reagierenden Pflanzenorgane vergleichend zu untersuchen, um einen Überblick über die Verbreitung der Antifermentreaktion nach und nach zu erlangen. Äußere Schwierigkeiten in der Erlangung des nötigen Materials bedingten, daß ich manches hieraus noch nicht nach Wunsch bearbeiten konnte. So liegt uns bisher nur ein recht rudimentäres Tatsachenmaterial vor, welches weit davon entfernt ist, ein endgültiges Gesamturteil zu ermöglichen.

a) Über Phototropismus.

Wie ich gelegentlich bereits in den voranstehenden Abschnitten dieser Arbeit mitteilte, sind unzweifelhaft ganz analoge Stoffwechselvorgänge, wie die Antifermentreaktion nach geotropischer Reizung, auch bei phototropischen Reizvorgängen nachweisbar.

Die Anhäufung von „Homogentisinsäure" in heliotropisch gereizten Organen ist manchmal mit voller Deutlichkeit analytisch bestimmbar, wie der folgende Versuch mit *Cucurbita*-Keimlingen zeigt. 6 Tage alte, etiolierte Keimlinge von *Cucurbita Pepo,* bei 27° in Sägemehl erzogen, lieferten in ihren Hypokotylen, die durchschnittlich 2—3 cm lang waren, das Versuchsmaterial. Zwei Kästen mit je 50 Keimlingen wurden um 12^h mittags etwa 4,5 m vom Fenster entfernt aufgestellt. Der eine Kasten wurde verdunkelt, der andere blieb fünf Stunden lang der Wirkung des einseitig einfallenden Tageslichtes ausgesetzt. Temperatur schwankte von 20,5° bis 18,5° C. Um 5^h p. m. wurden die Titrationen ausgeführt. Die 50 Hypokotyle wurden mit 25 ccm kaltem 96 proz. Alkohol möglichst fein verrieben, das Extrakt vom Brei abfiltriert, der Brei noch mehrmals mit kleinen Alkoholportionen verrieben bis zur völligen Extraktion alles Alkohollöslichen; die vereinigten Alkoholextrakte wurden eingedampft, der Trockenrückstand mit 96 proz. Alkohol quantitativ extrahiert; der neu erhaltene Alkoholextrakt wurde nun nochmals eingedampft, sein Rückstand mit Wasser aufgenommen, und die filtrierte wässerige Lösung zur Titration mit $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ bereit gestellt. Beide Proben, jene aus den 50 ungereizten und jene aus den 50 gereizten Hypokotylen, wurden auf das gleiche Volumen von 20 ccm gebracht. Bei der Titrierung wurden verbraucht 4,0 ccm $\frac{n}{10}$ $Ag\,NO_3$ zu den ungereizten Hypokotylen, und 4,6 ccm zu den gereizten Hypokotylen. Diese Differenz liegt sicher außerhalb der Versuchsfehler.

Von *Sinapis alba,* wo gleichfalls die geotropische wie phototropische Reizperzeption in der ganzen oberen Hälfte des Hypokotyls stattfindet, wurden etwa $^3/_4$ des 2.5 bis 3 cm langen Hypokotyls verarbeitet. Die etiolierten Keimlinge wurden behufs phototropischer Reizung in der Dunkelkammer durch eine in 2 m Distanz aufgestellte Gasglühlampe eine variable Zeit hindurch einseitig beleuchtet. Die Versuchsergebnisse sind im folgenden zusammengestellt.

11. Mai	15 Minuten geotropische Reizung bei 17° C.	6,6	ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
11. „	15 Minuten phototropische Reizung bei 20° C.	6,3	„ „ „
11. „	ungereizte Keimlinge bei 17° C.	5,7	„ „ „
9. „	30 Minuten geotropische Reizung bei 17° C.	8,0	„ „ „
9. „	30 Minuten phototropische Reizung bei 21,5° C.	7,8	„ „ „
9. „	ungereizte Keimlinge bei 17° C.	7,0	„ „ „
17. „	60 Minuten geotropische Reizung bei 17° C.	7,0	„ „ „
17. „	60 Minuten phototropische Reizung bei 20,5° C.	7,5	„ „ „
17. „	ungereizte Keimlinge bei 17° C.	6,6	„ „ „

Der individuellen Differenzen wegen lassen sich nur die drei Glieder eines Versuches miteinander vergleichen.

Von den Keimlingen der *Avena sativa* wurde nach der Reizung die sensible Koleoptilenspitze in der Länge von 5 mm verarbeitet. Die Blattspitzen wurden aus der Koleoptilenspitze, wo es nötig war, herausgenommen, und nur die leere Koleoptilenspitze analysiert. Bemerkt sei, daß sich die benützten Keimlinge sowohl nach geo- als phototropischer Reizung nach 30 Minuten zu krümmen begannen; nach 60 Minuten waren alle deutlich gekrümmt, nach 90 Minuten die Krümmung fast vollendet.

23. Mai	7 Minuten geotropische Reizung bei 17° C.	3,6	ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
23. „	7 Minuten phototropische Reizung bei 18° C.	3,5	„ „ „
23. „	ungereizte Keimlinge bei 17° C.	3,5	„ „ „
21. „	15 Minuten geotropische Reizung bei 17° C.	3,8	„ „ „
21. „	15 Minuten phototropische Reizung bei 19° C.	3,5	„ „ „
21. „	ungereizte Keimlinge bei 17° C.	3,5	„ „ „
18. „	30 Minuten geotropische Reizung bei 17° C.	4,1	„ „ „
18. „	30 Minuten phototropische Reizung bei 19° C.	3,9	„ „ „
18. „	ungereizte Keimlinge bei 17° C.	3,5	„ „ „
27. „	45 Minuten geotropische Reizung bei 18,5° C.	3,8	„ „ „
27. „	45 Minuten phototrop. Reizung bei 20° C.	3,8	„ „ „
27. „	ungereizte Keimlinge bei 18,5° C.	3,5	„ „ „
19. „	60 Minuten geotropische Reizung bei 18,5° C.	3,8	„ „ „
19. „	60 Minuten phototropische Reizung bei 19° C.	4,1	„ „ „
19. „	Ungereizte Keimlinge bei 20° C.	3,6	„ „ „
24. „	90 Minuten geotropische Reizung bei 17,5° C.	3,6	„ „ „
24. „	90 Minuten phototropische Reizung bei 18,5° C.	3,7	„ „ „
24. „	ungereizte Keimlinge bei 17,5° C.	3,4	„ „ „

Wir versuchten nun auch, ob nicht einseitige Beleuchtung bei Wurzeln eine nachweisbare Vermehrung des Homogentisinsäuregehaltes der Spitze hervorrufe. Zu diesem Zwecke wurden Lupinenwurzeln zwei Stunden lang den Strahlen eines in 1 m Distanz aufgestellten Gasglühlichtes ausgesetzt und dann unter Heranziehung eines Kontrollversuches verarbeitet. Der Silbertiter beider Proben aus

des Klinostaten 25 Minuten. Viereinhalb Stunden nach Beginn des Versuches waren drei Wurzeln leicht gekrümmt. Nach 20 Stunden Versuchsdauer waren drei Wurzeln gekrümmt, doch nicht deutlich vom Licht hinweg, sondern mehr unregelmäßig; zwei waren gerade geblieben, trotz ansehnlichen Längenzuwachses. Man konnte sonach nicht von einem entschiedenen Versuchsergebnisse sprechen. Die deutlich phototropische Antifermentreaktion von *Sinapis*-Wurzeln, welche wir, wie erwähnt, beobachtet hatten, veranlaßte uns nun nachzusehen, ob dieselbe Erscheinung nicht auch bei *Faba* vorhanden wäre. Der Ausfall des Versuches zeigte in der Tat auch bei diesen Wurzeln eine phototropische Antifermentreaktion.

In zwei Zinkkästen mit seitlichen Glaswänden wurden die Wurzeln zu je 70 Exemplaren in feuchte Erde gepflanzt, und zwar so, daß die Wurzeln seitlich dicht der Glaswand anlagen und demnach einseitig beleuchtet werden konnten. Ein Kasten wurde verdunkelt, der andere einseitig durch Gasglühlicht in 1 m Distanz durch vier Stunden beleuchtet. Temperatur der Erde in beiden Kästen 20° C. Nach Ablauf der Beleuchtungsfrist wurden die beiden Proben wie üblich aufgestellt. Je 70 Wurzelspitzen wurden mit 30 ccm Wasser verrieben und 50 ccm „Homogentisinsäurelösung“ (10 ccm = 2,3 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$) nebst Chloroform zugesetzt. Der Rückgang des Ag-Titers in beiden Proben vollzog sich wie folgt:

	18. Febr.	23. Febr.	28. Febr.	5. März	10. März
Ungereizt . .	2,1 ccm	1,6 ccm	1,1 ccm	0,6 ccm	0,2 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Gereizt . .	2,1 „	1,9 „	1,6 „	1,3 „	1,0 „ „ „

Demnach eine unzweifelhafte „Antifermentreaktion“!

Ein ähnliches Resultat ergab sich bei Keimwurzeln von *Lupinus albus*, wo wie oben berichtet wurde, direkt keine Homogentisinsäurevermehrung in der Spitze nach heliotropischer Reizung festgestellt werden konnte. Die Antifermentprobe aber war positiv.

Die Versuchsaufstellung war dieselbe wie im voranstehenden Experiment mit *Faba*. Beleuchtungsdauer zwei Stunden. Temperatur 20—21° C. Die beleuchtete und unbeleuchtete Partie bestand aus je 100 Wurzeln. Je 100 Wurzelspitzen verrieben mit 30 ccm Wasser, sodann 50 ccm reduzierenden Extraktes (10 ccm = 2,3 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$) nebst 5 ccm Chloroform zugesetzt.

	6. Febr.	11. Febr.	16. Febr.	21. Febr.	26. Febr.	
Ungereizt . .	2,0 ccm	1,5 ccm	1,1 ccm	0,8 ccm	0,4 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Gereizt . .	2,0 „	1,8 „	1,5 „	1,2 „	0,9 „	„ „

In einem weiteren Wiederholungsversuche gelten genau dieselben Versuchsdaten, nur war die Beleuchtungsdauer drei Stunden; Temperatur 20° C.

	27. Febr.	4. März	9. März	14. März	
Ungereizt . .	2,0 ccm	1,6 ccm	1,1 ccm	0,7 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Gereizt . . .	2,0 „	1,7 „	1,4 „	1,2 „	„ „

Demnach auch hier nach einseitiger Belichtung deutliche Verzögerung der Homogentisinsäureoxydation. Gleichzeitig mit dem letztangeführten Versuch wurde an *Lupinus*-Wurzeln der Nachweis einer negativ-phototropischen Krümmungsfähigkeit nochmals versucht, wie in dem bereits angeführten Experiment mit *Faba*. Im feuchten Raume befanden sich sieben Lupinenkeimlinge. Entfernung der Lichtquelle (Gasglühlicht) 140 cm; Temperatur 20° C.; Umdrehungszeit des Klinostaten 25 Minuten. Nach 21 Stunden zeigten zwei Wurzeln deutliche Krümmungen, welche vielleicht als negativer Phototropismus aufgefaßt werden konnten, fünf Wurzeln aber waren gerade. Der Längenzuwachs betrug innerhalb dieser Zeit 10—15 mm.

Die Antifermentreaktion nach einseitiger Beleuchtung zeigte sich auch an den Keimwurzeln von *Zea Mays*. Die wie in den voranstehenden Versuchen in Erde kultivierten Wurzeln, zwei Partien zu je 100 Keimlingen, wurden genau wie die übrigen Versuchsobjekte behandelt. Beleuchtungsdauer 3 Stunden; Distanz der Lichtquelle 100 cm; Temperatur 19° C. Jede Probe bestand aus 100 zerriebenen Wurzelspitzen + 30 ccm Wasser + 50 ccm „Homogentisinsäurelösung“ (10 ccm = 2,3 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$) + 5 ccm Chloroform. Rückgang der Ag-Reduktion für je 5 ccm:

	9. März	14. März	19. März	24. März	
Ungereizt . .	2,0 ccm	1,6 ccm	1,1 ccm	0,6 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Gereizt . . .	2,0 „	1,8 „	1,5 „	1,2 „	„ „

Das analoge Resultat gab uns ein Versuch mit Keimwurzeln von *Phaseolus multiflorus*. Zwei Partien von je 50 Keimlingen in Erde kultiviert. Die eine Partie heliotropisch gereizt: Beleuchtungsdauer 4$\frac{1}{2}$ Stunden. Jede Probe bestand aus 50 zerriebenen

Wurzelspitzen + 30 ccm Wasser + 50 ccm „Homogentisinsäurelösung“ (10 ccm = 2,3 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$) + 5 ccm Chloroform.

	4. März	9. März	14. März	19. März	
Ungereizt . .	2,1 ccm	1,6 ccm	1,1 ccm	0,6 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Gereizt . . .	2,1 „	1,8 „	1,6 „	1,3 „	„ „

Auch diesem Experiment wurde ein Klinostatenversuch angeschlossen, mit Hilfe desselben Apparates, wie er für *Faba* angewendet worden war. Von den acht Wurzeln, die hier beobachtet wurden, blieben während 10 1/2 stündiger Belichtung sechs gerade, während zwei eine Krümmung aufwiesen, welche vielleicht als negativer Phototropismus gelten konnte. Der Längenzuwachs während der Versuchszeit war normal.

Das Fazit unserer Erfahrungen war somit, daß Keimwurzeln soweit untersucht, bis auf *Sinapis alba*, keine sichere phototropische Krümmungsfähigkeit zeigen. Andererseits konnten wir nicht mehr daran zweifeln, daß einseitige Belichtung bei Keimwurzeln ähnlich wie geotropische Reizung allgemein „Antifermentreaktion“ bedingt. Doch war noch näher zu untersuchen, ob nicht auch allseitige Belichtung der Keimwurzeln einen analogen Reizeffekt auf den Stoffwechsel ausübt.

Zu diesem Zwecke wurden zwei Glaswannen, als feuchter Raum hergerichtet, mit je 100 *Lupinus*-Wurzeln beschickt, welche in vertikaler Lage allseitig frei an einem passenden kleinen Stativ angebracht waren. Ein Glasgefäß wurde vollständig verdunkelt. Das andere wurde von beiden Seiten her durch zwei gleiche, in gleicher Distanz (100 cm) aufgestellte Gasglühlampen zwei Stunden lang beleuchtet. Die aus den Wurzelspitzen sodann hergestellten beiden Proben bestanden aus je 100 zerriebenen Wurzelspitzen + 30 ccm Wasser + 50 ccm „Homogentisinsäurelösung“ (10 ccm = 2,3 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$) + 5 ccm Chloroform.

	22. April	27. April	2. Mai	7. Mai	
Verdunkelt . .	2,0 ccm	1,6 ccm	1,1 ccm	0,7 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Beleuchtet . .	2,0 „	1,7 „	1,2 „	0,8 „	„ „

Ein Unterschied beider Proben im Sinne einer Antifermentreaktion war somit diesmal nicht zu konstatieren gewesen, und es ist anzunehmen, daß der einseitigen Belichtung wirklich eine besondere Wirkung eigen ist, welche der allseitigen Belichtung fehlt.

Doch schien es uns noch wichtig, sicherzustellen, ob die gefundene Wirkung einseitiger Beleuchtung nicht mit einer Wirkung einseitig stärkerer Erwärmung durch die Strahlen der Lichtquelle verwechselt worden wäre. Wir schalteten behufs dieser Prüfung zwischen der Lichtquelle und den Glasgefäßen mit den Wurzeln geräumige parallelwandige Glaswannen ein, durch welche ein kontinuierlicher Strom kalten Leitungswassers floß. Gleichzeitig wurde die Temperatur in dem Kulturmedium, zwischen Kühlgefäß und Versuchspflanzen und zwischen Lichtquelle und Kühlgefäßen dauernd beobachtet.

In dem ersten mit Lupinenwurzeln (zwei Partien zu je 70 Stück) aufgestellten Versuche betrug die Distanz zwischen Kulturgefäßen und Lichtquelle 100 cm, die Distanz zwischen Keimlingen und Kühlgefäßen 15 cm. Die Beleuchtungsdauer war zwei Stunden. Vor dem Kühlgefäße betrug die Temperatur in drei Ablesungen während dieser Zeit: 19°, 19°, 18,5° C.; zwischen Wurzeln und Kühlgefäßen: 19°, 19°, 18,8° C.; in der Erde der Kulturgefäße: 17,3°, 17,5°, 17,8° C. Die Proben bestanden aus je 70 zerriebenen Wurzelspitzen + 30 ccm Wasser + 50 ccm „Homogentisinsäurelösung" (10 ccm = 2,3 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$) + 5 ccm Chloroform.

	23. April	28. April	3. Mai	8. Mai	
Ungereizt . .	2,0 ccm	1,6 ccm	1,1 ccm	0,7 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Gereizt . . .	2,0 „	1,8 „	1,5 „	1,2 „	„ „

Die Differenz zwischen verdunkelten und einseitig belichteten Wurzeln war also trotz Vermeidung einseitiger Erwärmung wieder aufgetreten.

Dieser Versuch wurde nun wiederholt mit der Modifikation, daß die Wurzeln nicht in Erde, sondern in dampfgesättigter Luft kultiviert wurden. Wie im ersten Versuche sorgte eine geeignete Abblendungsvorrichtung dafür, daß nur jene Strahlen, welche das Kühlwasser passiert hatten, auf die Wurzeln einwirken konnten. Hinter den Kulturgefäßen war ein mattschwarzer Hintergrund angebracht, um die Belichtung streng einseitig zu gestalten. Die Distanzen der Lichtquelle und der Kühlgefäße von den Wurzeln waren dieselben wie im ersten Versuche. Die Belichtungsdauer betrug 2½ Stunden. Während dieser Zeit wurde die Temperatur im Zimmer, zwischen Lichtquelle und Kühlgefäßen, zwischen Kulturgefäßen und Kühlgefäß, sowie im feuchten Raume vor und hinter

den einseitig beleuchteten Wurzeln mehrmals kontrolliert. Die Ablesungen waren folgende: Zimmertemperatur: 17,5°, 17,5°, 18,5° C. Temperatur an der der Lichtquelle zugewendeten Seite des Kühlgefäßes: 17,5°, 18°, 18° C. Temperatur zwischen Kühlung und Kulturgefäßen: 17°, 17°, 17° C. Temperatur im feuchten Raume vor den Wurzeln: 16,5°, 16,3°, 16,5° C. Im feuchten Raume hinter den Wurzeln: 16,5°, 16,7°, 16,5° C. Eine einseitige Erwärmung fand sonach nicht statt.

Jede der Proben bestand aus 70 zerriebenen Wurzelspitzen + 30 ccm Wasser + 50 ccm reduzierenden Extraktes (10 ccm = 2,3 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$) + 5 ccm Chloroform.

Verdunkelt	2,0 ccm	1,6 ccm	1,2 ccm	0,8 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Einseitig beleuchtet .	2,0 „	1,8 „	1,5 „	1,2 „	„ „

Die Differenz im Rückgange der Reduktionskraft bestand demnach auch hier. Es konnte nun kaum ein Zweifel bestehen, daß trotz der angewendeten Vorsichtsmaßregeln in unseren Versuchen das einseitig einfallende Licht eine der geotropischen Antifermentreaktion vergleichbare Stoffwechseländerung in der Wurzelspitze hervorgerufen hatte. Da allseitig einwirkendes Licht diese Wirkung entschieden nicht hatte, so bestand der begründete Verdacht, daß diese Reaktion eine den phototropischen Krümmungen parallel gehende sein könnte, wenn auch bei den Wurzeln nur selten eine negativ-heliotropische Krümmungsfähigkeit vorzukommen scheint.

Es forderte dies auf zu untersuchen, in welcher Weise verschiedenfarbiges Licht auf diese eigentümliche Reaktion der Wurzeln Einfluß übt. Die einschlägige Versuchsreihe wurde gleichfalls mit Keimwurzeln von *Lupinus albus* angestellt, welche in Glasgefäßen in Erde kultiviert waren. Die der Lichtquelle zugewendete Seite des einseitig zu beleuchtenden Glasgefäßes wurde im ersten Versuche mit einer Rubinglasscheibe bedeckt. Die Beleuchtung dauerte drei Stunden bei einer Temperatur von 18° C. In dieselbe Distanz von der Lichtquelle wurde ein kleiner Blumentopf mit etiolierten Keimlingen von *Avena sativa* gleichfalls hinter einer Rubinglasscheibe in einem dunklen Kästchen aufgestellt. Diese Keimlinge waren nach Ablauf der Belichtungszeit ganz unbedeutend heliotropisch gekrümmt. Jede der Digestionsproben war bereitet aus 100 zerriebenen Wurzelspitzen + 30 ccm Wasser + 50 ccm

„Homogentisinsäurelösung" (10 ccm = 2,4 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$) + 5 ccm Chloroform.

	3. April	19. April	24. April	
Verdunkelt	2,0 ccm	0,8 ccm	0,4 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Hinter Rubinglas . . .	2,0 „	0,9 „	0,4 „	„ „

Mithin keine Differenz.

In einem zweiten Versuche wurde statt Rubinglas rotes Gelatinepapier vorgelegt. Im übrigen war alles genau, wie im vorigen Versuch. Temperatur 20° C. Die zur Kontrolle dienenden Haferkeimpflänzchen waren nach Ablauf der dreistündigen Belichtung deutlich heliotropisch gekrümmt. Fortgang der Antifermentproben.

	1. April	6. April	19. April	
Verdunkelt	2,0 ccm	1,6 ccm	0,6 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Hinter rotem Gelatinepapier	2,0 „	1,8 „	1,1 „	„ „

Hier war somit „Antifermentreaktion" eingetreten, parallel dem positiven Reizerfolge bei den zur Kontrolle dienenden Keimlingen von *Avena*.

In einem dritten Versuche wurde gelbes Gelatinepapier angewendet. Nach dreistündiger Einwirkung der einseitigen Beleuchtung waren die Kontrollkeimlinge intensiv heliotropisch gekrümmt. Temperatur 17,5° C. Im übrigen alles genau wie im ersten Versuche.

	5. April	19. April	24. April	
Verdunkelt	2,0 ccm	0,8 ccm	0,4 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Hinter gelbem Gelatinepapier	2,0 „	1,2 „	0,9 „	„ „

Mithin deutliche Antifermentreaktion der Wurzelspitzen.

Ein letzter Versuch endlich wurde mit Vorlage von blauem Gelatinepapier angestellt. Die als Kontrolle dienenden *Avena*-Keimlinge waren nach dreistündiger einseitiger Belichtung deutlich heliotropisch gekrümmt. Temperatur 18,5° C. Im übrigen alles genau wie in dem ersten Versuche.

	4. April	19. April	
Verdunkelt	2,0 ccm	0,6 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Hinter blauem Gelatinepapier . .	2,0 „	1,4 „	„ „

Somit auch hier eine deutliche Antifermentreaktion, anscheinend am stärksten unter allen Versuchen.

Jedenfalls geht aber der positive Ausfall der Antifermentreaktion bei Anwendung farbigen Lichtes streng parallel dem phototropischen

Krümmungserfolge, und dies muß uns in der Vermutung bestärken, daß die bei Keimwurzeln allgemein durch einseitig einfallendes Licht erzielbare „Antifermentreaktion“ wirklich in einer Beziehung zum Phototropismus steht, wenn auch Keimwurzeln selten sicher negativ heliotropische Krümmungen auszuführen scheinen.

Unsere Versuche lassen es andererseits wenig wahrscheinlich erscheinen, daß konform einer Äußerung von Noll[1]) die von uns entdeckten Stoffwechselveränderungen „ein Ausdruck einer allgemeineren Störung des Normalbefindens bei eintretenden anormalen Bedingungen sind“. Bei dieser Auffassung bleibt es gänzlich unerklärt, warum diese Stoffwechselveränderungen so streng den Bedingungen phototropischer Krümmungsreaktion parallel gehen.

Die natürlichste Auffassung ist vielmehr die, daß alle Keimwurzeln wohl den phototropischen Reiz perzipieren, jedoch selten zur Ausführung phototropischer Reizkrümmungen befähigt sind. Die phototropische Perzeptionsfähigkeit läßt sich aber für Wurzeln allgemein nur durch unsere Antifermentreaktion erweisen. Wir haben daher in dieser Methode ein Mittel, um eine tropistische Qualität, unabhängig vom Konstatieren der Krümmungsfähigkeit, selbst an krümmungsunfähigen Organen festzustellen. Damit gewinnt nun die Antifermentreaktion ein hervorragendes methodisches Interesse für die Reizphysiologie.

Wir unternahmen es endlich auch für den Phototropismus einige Verhältnisse, die bereits früher für den Geotropismus bezüglich der Antifermentreaktion festgestellt worden waren, näher vergleichend zu prüfen. Zunächst wurde untersucht, wie weit die hemmende Wirkung des phototropischen Antifermentes geht.

Versuch I. Keimpflänzchen von *Avena sativa*, etioliert. Phototropische Reizung durch Gasglühlicht in 1 m Distanz durch 30 Minuten. Temperatur 17° C. Es wurden drei Proben aus je 100 Keimlingsspitzen bereitet: a) aus 100 ungereizten, b) aus 80 ungereizten und 20 phototropisch gereizten, c) aus 100 gereizten Spitzen. Die Spitzen wurden nach dem Abschneiden mit absolutem Alkohol verrieben, der Brei wiederholt mit Alkohol ausgezogen, die vereinigten Alkoholauszüge filtriert, eingedampft; der Rückstand neuerlich mit Alkohol aufgenommen, filtriert; das Filtrat eingedampft, mit Wasser aufgenommen. Alle drei Proben wurden sodann auf das gleiche Volum von 75 ccm durch Zusatz

---

1) F. Noll, Botan. Ztg. 1903, II. Abt., p. 356.

von reduzierendem Wurzelextrakt und auf den gleichen Anfangstiter gebracht.

	1. April	6. April	18. April	
100 ungereizte Spitzen . .	2,0 ccm	1,6 ccm	0,6 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
80 ungereizte + 20 gereizte	2,0 „	1,8 „	1,1 „	„ „
100 gereizte Sp.	2,0 „	1,8 „	1,2 „	„ „

Vers. II. Derselbe Versuch mit anderem Mischungsexperiment: 90 ungereizte und 10 gereizte Keimlinge. Temperatur während der phototropischen Reizung 16° C.

	2. April	7. April	18. April	
100 ungereizte Sp. . . .	2,0 ccm	1,6 ccm	0,8 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
90 ungereizte + 10 gereizte	2,0 „	1,7 „	1,2 „	„ „
100 gereizte Sp.	2,0 „	1,8 „	1,3 „	„ „

Vers. III. Derselbe Versuch mit anderem Mischungsexperiment: 95 ungereizte und 5 gereizte Spitzen. Sonst alles wie in Vers. II.

	3. April	18. April	
100 ungereizte Sp. . .	2,0 ccm	0,7 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
95 unger. + 5 gereizte	2,0 „	0,8 „	„ „
100 gereizte Sp. . . .	2,0 „	1,1 „	„ „

Die Intensität der Wirkung ist daher bei der phototropischen Antifermentreaktion mindestens gleich stark wie bei der geotropischen.

Die phototropische Antifermentreaktion von *Lupinus*-Wurzeln benutzten wir noch zur Untersuchung, welche Temperatur hier die Antioxydase abtötet.

Die phototropische Reizung geschah in der nachfolgenden Versuchsreihe durch zweistündige einseitige Beleuchtung durch Gasglühlicht in 1 m Distanz. Die aus den phototropisch gereizten und aus den ungereizten Wurzelspitzen hergestellten Digestionsproben bestanden aus je 100 zerriebenen Wurzelspitzen, 30 ccm Wasser, 50 ccm „Homogentisinsäurelösung“ (10 ccm = 2,3 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$) und 5 ccm Chloroform. Titer und Volum wurden wie üblich genau gleichgestellt, und als fünf Tage später eine Differenz beider Proben in dem entnommenen Anteile von 5 ccm sich ergeben hatte, wurde die „Vorwärmung“ vorgenommen. Letztere geschah im Sandbadthermostaten, welcher zuvor genau auf die anzuwendende Temperatur eingestellt worden war.

Vers. I. Vorwärmung eine Stunde lang auf 60° C.

	24. April	29. April		4. Mai	9. Mai	
Ungereizt .	2,0 ccm	1,6 ccm	Vor-	1,2 ccm	0,8 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Gereizt . .	2,0 „	1,7 „	wärmung!	1,5 „	1,3 „	„ „

Diese Vorwärmung war somit auf Oxydase und Antioxydase wirkungslos.

Vers. II. Vorwärmung eine Stunde lang auf 61° C.

	26. April	1. Mai		6. Mai	11. Mai	
Ungereizt .	2,0 ccm	1,6 ccm	Vor-	1,2 ccm	0,8 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Gereizt . .	2,0 „	1,8 „	wärmung!	1,5 „	1,2 „	„ „

Demnach dasselbe Ergebnis wie im ersten Versuche.

Vers. III. Vorwärmung eine Stunde lang auf 62° C.

Ungereizt .	2,0 ccm	1,6 ccm	Vor-	1,2 ccm	0,8 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Gereizt . .	2,0 „	1,8 „	wärmung!	1,4 „	1,0 „	„ „

Die Oxydasewirkung sicher noch ungestört, während die hemmende Wirkung des Antienzyms abzunehmen beginnt.

Nach diesen Versuchen dürften beim phototropischen Antienzym dieselben zahlenmäßigen Wirkungsgrenzen vorliegen wie bei dem geotropischen Antienzym, und man darf vermuten, daß in beiden Fällen dasselbe Antienzym vorliegt, also daß der Vorgang im Stoffwechsel geotropisch und phototropisch gereizter Organe wesentlich derselbe ist. Ich darf hier auch an die bereits oben angeführten Versuche erinnern, welche uns zeigten, daß eine Summation der Antienzymwirkungen bei Mischungen aus geotropisch und phototropisch gereizten und dann zerriebenen Organen nicht vorkommt, und ebensowenig auch eine gegenseitige Hemmung.

Jedenfalls hat es gegenwärtig den Anschein, als ob die Antienzymreaktion bei Geotropismus und Phototropismus genau denselben physiologischen Prozeß darstellen würde, und damit entfällt jeder Gedanke daran, daß wir es in der Antifermentreaktion mit einem der spezifischen Reizperzeption enger verbundenen Prozesse zu tun haben. Überhaupt ist es äußerst schwer, sich eine Vorstellung davon zu machen, welche Stellung die Antifermentreaktion in dem Getriebe der ausgelösten Teilprozesse der Reizerscheinung einnimmt. Möglicherweise ist der Zusammenhang ein sehr fernliegender. Wir werden bei Darlegung unserer Versuche über die geotropische Antifermentreaktion vielfach auf diese Gesichtspunkte einzugehen haben. Unzweifelhaft bietet uns heute

aber die Antifermentreaktion mehrfaches methodisches Interesse, da sie zu den am frühesten nachweisbaren Reizphänomenen bei Tropismen zählt und meist lange vor dem mit bloßem Auge sichtbaren Beginne der Krümmung konstatiert werden kann — weiter aber auch besonders deshalb, weil, wie der Fall des Wurzelphototropismus demonstriert, unter Umständen die Antifermentreaktion als Zeichen einer gewissen tropistischen Reaktionsfähigkeit dienen kann, wo die Fähigkeit zur Ausführung von Reizkrümmung fehlt.

b) Hydrotropismus.

Ein zweiter Tropismus, für welchen wir dieselben Stoffwechselveränderungen im Gefolge der Reizreaktion in der Wurzelspitze auffinden konnten, waren die hydrotropischen Reizerscheinungen. Bekanntlich reagieren nicht alle Keimwurzeln deutlich hydrotropisch durch Krümmung. Sehr gut reaktionsfähig sind viele Varietäten von *Zea Mays,* von denen wir denn auch eine kleinkörnige, dunkelgelbe Sorte des hiesigen Handels zu unseren ersten Versuchen auswählten. Ich habe über diese Experimente in Kürze bei einer früheren Gelegenheit referiert[1]). Um eine genügende Anzahl von Wurzeln gleichzeitig mit sicherem Erfolge hydrotropiseh reizen zu können, wurde folgender Apparat angewendet. Als Kulturraum diente ein kubischer, aus Zink und Glas gefertigter Kasten von 50 cm Kantenlänge, welcher an zwei gegenüberliegenden Seiten Schubtüren aus Zinkblech besaß. Die Rückwand des Kastens wurde mit einer mehrfachen Lage nassen Filtrierpapieres bekleidet, welche durch einen langsamen Strom Wassers dauernd wassergesättigt erhalten wurde. Zu letzterem Zwecke diente ein nahe der Kastendecke angebrachtes trogartiges, mit Wasser gefülltes Gefäß, in welches der obere Rand der nassen Papierbogen eintauchte. Vor der nassen Papierwand befand sich ein leichtes Holzgestell, auf welchem reihenweise, mittels Bohrungen, die Maiswurzeln angebracht waren. Die Wurzeln hatten 5 mm Abstand von der ihrer Längsachse genau parallellaufenden nassen Fläche. Einschlägige Versuche belehrten uns darüber, daß die optimale Bedingung zum Eintritte einer hydrotropischen Reizkrümmung gegeben war, wenn die Feuchtigkeit der Luft unmittelbar bei den Wurzeln 75 % betrug, und mithin in dem Abstande von 5 mm bis zur nassen Fläche auf 100 % zunahm. Durch verschieden

1) Czapek, Bericht. Deutsch. Botan. Ges., Bd. XXI (1903), p. 243.

weites Öffnen der seitlichen Kastentüren vermochten wir leicht die Luftfeuchtigkeit im Kulturraume so zu regulieren, daß gerade diese Bedingung eingehalten wurde. Mittels eines kleinen Haarhygrometers wurde stets die Luftfeuchtigkeit in der unmittelbaren Nähe der Wurzeln genau kontrolliert.

Der Eintritt hydrotropischer Krümmung erfolgte unter solchen Verhältnissen bei 19—20° C. Kastentemperatur sicher nach drei bis vier Stunden.

Zur Sicherstellung der in Frage stehenden Stoffwechselveränderungen wurden die Wurzeln schon vor Krümmungsbeginn, nach zweistündiger hydrotropischer Reizung, herausgenommen, und ihre Spitzen verarbeitet. Eine kleine Zahl von Wurzeln blieb im Kasten behufs Kontrolle der hydrotropischen Krümmungsfähigkeit.

Vers. I. Untersuchung der Homogentisinsäurevermehrung in der Wurzelspitze nach hydrotropischer Reizung. 50 Maiswurzeln wurden 2 ½ Stunden lang hydrotropisch gereizt. Feuchtigkeit der Luft in der Nachbarschaft der Wurzeln 75—77 %. Entfernung der nassen Fläche 0,5 cm. Kastentemperatur 16,5° bis 17° C. Die 50 abgeschnittenen Wurzelspitzen wurden in 15 ccm Wasser verrieben und nach Absetzen des Breies mit $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ titriert. Zu 10 ccm der abpipettierten Flüssigkeit wurden 1,1 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ verbraucht. Zu 10 ccm der gleichen, jedoch aus ungereizten Wurzeln hergestellten Probe 1,0 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$. Von einer sicheren Differenz konnte sonach nicht gesprochen werden. Die feinere Antifermentreaktion gab jedoch, wie die folgenden Versuche zeigen, unzweideutige Ergebnisse.

Vers. II. Die Maiswurzeln wurden 2 ½ Stunden hydrotropisch gereizt. Luftfeuchtigkeit in der unmittelbaren Nähe der Wurzeln 73 bis 76 %. Kastentemperatur 17° C. Entfernung der Wurzeln von der nassen Fläche 0,5 cm. Die zerriebenen Spitzen von 50 Wurzeln wurden mit „Homogentisinsäurelösung" und Chloroform in der üblichen Weise versetzt, und eine in Volum und Silbertiter genau gleiche Probe aus 50 ungereizten Spitzen parallel untersucht.

	19. März	24. März	29. März	3. April	
Ungereizt . .	2,0 ccm	1,5 ccm	1,1 ccm	0,7 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Gereizt . . .	2,0 „	1,6 „	1,4 „	1,1 „	„ „

Vers. III. Zwei Stunden Reizungsdauer. Luftfeuchtigkeit in der unmittelbaren Nähe der Wurzeln 74 %. Temperatur 17 ° C. Sonst alles wie im vorigen Versuch.

	22. März	27. März	1. April	6. April	
Ungereizt . .	2,0 ccm	1,6 ccm	1,1 ccm	0,6 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Gereizt . . .	2,0 „	1,8 „	1,6 „	1,3 „	„ „

Demnach in beiden Versuchen eine deutliche Antiferment-reaktion der gereizten Wurzeln. In beiden Versuchen wurden fünf Wurzeln im Kasten belassen, um den Eintritt hydrotropischer Krümmung festzustellen. Sie reagierten sämtlich innerhalb vier Stunden.

An diese Versuche schloß sich ein Kontrollversuch an, welcher ihnen vollständig gleich angeordnet wurde, nur mit dem Unterschiede, daß die Türen des Glaskastens zugeschoben wurden, sodaß sich die Feuchtigkeit der Luft in unmittelbarer Nähe der Wurzeln auf 100 % erhöhte. Die nach Entnahme der 50 zur Dekapitierung bestimmten Exemplare verbliebenen fünf Kontrollwurzeln blieben binnen zwölf Stunden sämtlich ungekrümmt. Die Antifermentproben nahmen folgenden Verlauf.

	20. März	25. März	30. März	4. April	
Wurzeln im Kasten . .	2,0 ccm	1,6 ccm	1,1 ccm	0,6 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Kontrollwurzeln . . .	2,0 „	1,6 „	1,1 „	0,6 „	„ „

Mithin keine Spur einer Antifermentreaktion. Dieser Versuch zeigt unzweideutig, daß in den voranstehenden Experimenten nur die Feuchtigkeitsdifferenz an beiden Flanken der Wurzel: also nur jene Bedingung, welche den Hydrotropismus erregt, für die gefundene Antifermentreaktion verantwortlich zu machen war. Wir haben daher ein Recht auch von einer hydrotropischen Antifermentreaktion zu sprechen.

Die Antifermentmethode wird sich voraussichtlich auch dazu eignen eine gewisse hydrotropische Perzeptionsfähigkeit bei Wurzeln nachzuweisen, welche zur Ausführung hydrotropischer Reizkrümmung nicht befähigt sind.

Die übrigen Untersuchungen über Verbreitung der Antifermentreaktion bei verschiedenen Tropismen sind noch soweit vom Abschlusse entfernt, daß ich hier auf dieselben nicht eingehen kann. Ich hoffe diese wichtigen Experimentaluntersuchungen über unser Thema in einer weiteren Arbeit zu behandeln.

VI. Die Stoffwechselvorgänge in der geotropischen Reizreaktion: Ihr allgemeiner Verlauf.

Ebenso wichtig wie die Sicherstellung des regelmäßigen Zusammenhanges einer Hemmung in der Homogentisinsäureoxydation mit tropistischen Vorgängen überhaupt, erschien die genauere Erforschung der aufgefundenen Stoffwechselprozesse in den einzelnen Phasen der tropistischen Reizreaktion. Die ungemein große Experimentalarbeit, welche mit diesen Feststellungen verknüpft ist, ließ es bisher nur zu, den Geotropismus einem eingehenderen Studium zu unterwerfen, und auch da sind noch nicht alle Fragen in der mir wünschenswerten Ausdehnung bisher untersucht.

Das Nächstliegende war, den Verlauf der aufgefundenen Stoffwechselalteration während des Gesamtprozesses der tropistischen Reaktion fortlaufend zu verfolgen und sich so ein Bild von der Intensität der Stoffwechselvorgänge während der einzelnen Stadien des Reizprozesses zu verschaffen.

Dies ist von uns wenigstens für den geotropischen Krümmungsvorgang der Keimwurzel von *Lupinus albus* geschehen, auf den sich nun alle nachfolgenden Versuche beziehen.

Die benutzten Samen bester gleichmäßiger Qualität (von Haage und Schmidt in Erfurt) wurden 24 Stunden bei Zimmertemperatur in Wasser zur Quellung liegen gelassen und sodann in Sägemehl bei 28° C. im Brutschranke zur Keimung gebracht. Die Keimlinge besaßen nach 48 stündiger Kultur die gewünschte Wurzellänge von 2,5 cm.

Die Keimlinge befanden sich in langen, schmalen, prismatischen Holzkästchen zu je 120 Stück. Durch Umlegen dieser Kästen konnte jederzeit leicht geotropische Reizung in Horizontallage eingeleitet und unterbrochen werden. Wo es nicht auf sehr genaue Einhaltung einer bestimmten Reizungsdauer ankam, wurden die Wurzeln behufs geotropischer Induktion auch horizontal auf eine mit mehrfachen nassen Filtrierpapierlagen bedeckte Glasplatte gelegt und mit einer gleichfalls nassen mehrfachen Papierlage zugedeckt. Ein Unterschied im erzielten Effekt ergab sich zwischen beiden Methoden nicht.

Ich berichte zunächst über eine Versuchsreihe, welche durch direkte Bestimmung des Gehaltes der Wurzelspitzen an Homogentisinsäure zu entscheiden hatte, wann Differenzen in dieser

Hinsicht während des Gesamtverlaufes der geotropischen Krümmung eintreten, zunehmen und abnehmen.

Die Zahlen der nachfolgenden Zusammenstellung bedeuten die Gesamtmenge an $\frac{n}{10}$ Silbernitratlösung, welche bei der Titrierung von 25 ccm wässerigen Extraktes von 100 zerriebenen Wurzelspitzen verbraucht wurde. Es mußte natürlich zu jedem Versuche ein besonderer Kontrollversuch aufgestellt werden, und es ist nur gestattet jeden Versuch mit seinem Kontrollversuche streng zu vergleichen. Untereinander sind die an verschiedenen Tagen angestellten Experimente nicht unbedingt vergleichbar.

Datum	Temp.	Reizungsdauer	Ungereizt	Gereizt	
18. April .	19,5° C.	5 Minuten	5,0 ccm	5,2 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
19. „ . .	20° C.	10 „	5,0 „	5,0 „	„ „
21. „ . .	20° C.	15 „	4,8 „	5,0 „	„ „
23. „ . .	21° C.	20 „	5,2 „	5,5 „	„ „
3. Mai . .	20,5° C.	25 „	4,8 „	5,5 „	„ „
4. „ . .	20,5° C.	30 „	5,2 „	6,0 „	„ „
28. April .	19,5° C.	45 „	5,0 „	5,7 „	„ „
29. „ . .	19,5° C.	60 „	4,8 „	5,5 „	„ „
30. „ . .	19,5° C.	90 „	5,0 „	5,3 „	„ „
1. Mai . .	21,5° C.	120 „	5,2 „	5,4 „	„ „
2. „ . .	20° C.	180 „	4,8 „	4,8 „	„ „

Will man einigermaßen die verschiedenen Versuche miteinander vergleichen, so ist darauf Rücksicht zu nehmen, daß die Kontrollversuche um $\pm$ 0,2 ccm als individuelle Fehler schwanken. Es können daher nur größere Differenzen als dieser Betrag berücksichtigt werden. Die nachfolgende Tabelle enthält die gefundenen Differenzen unter Berücksichtigung dieses Umstandes, und gibt darüber Aufschluß, wieweit in jedem Falle innerhalb der Versuchsdauer die geotropische Krümmung der Wurzeln gediehen war.

Reizungsdauer		Differenz	
5 Minuten	Keine Krümmung	0,0 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
10 „	„ „	0,0 „	„ „
15 „	„ „	0,0 „	„ „
20 „	„ „	0,3 „	„ „
25 „	„ „	0,7 „	„ „
30 „	„ „	0,8 „	„ „
45 „	„ „	0,7 „	„ „
60 „	Krümmung merklich	0,7 „	„ „
90 „	Krümmung zugenommen	0,3 „	„ „
120 „	Krümmung vollendet	0,2 „	„ „
180 „	„ „	0,0 „	„ „

Soweit die angewendete Methode sichere Schlüsse zuläßt, läßt sich diesen Versuchen entnehmen, daß sich die Vermehrung des Homogentisinsäuregehaltes der Spitzengewebe bereits vor Beginn der geotropischen Krümmung nachweisen läßt, etwa 20 Min. nach Beginn des Horizontalliegens, daß die Homogentisinsäurevermehrung bis zur Vollendung der Krümmung erhalten bleibt und dann auf unbestimmbare Differenzen absinkt.

Aber auch im unteren Teile der Wachstumszone ist während der geotropischen Reizreaktion noch Homogentisinsäurevermehrung nachzuweisen. Es wurden in einer weiteren Versuchsserie nicht die vordersten 2 mm der Wurzelspitze zur Homogentisinsäurebestimmung benutzt, sondern nach Entfernung der vordersten 2 mm die nächst benachbarte 2 mm lange Strecke der Keimwurzeln abgeschnitten. Von je 100 Wurzeln wurden nun die Proben zur direkten Silbertitration genau so aufgestellt, wie in der ersten Reihe. Die Zahlenwerte geben in der nachfolgenden Tabelle gleichfalls den Titer des Gesamtextraktes aus 100 Wurzelabschnitten in ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ an. Die Zahlen sind wegen des geringeren Homogentisinsäuregehaltes der Wurzeln in dieser Strecke erheblich kleiner als in der ersten Versuchsreihe und dementsprechend der Fehlergrenze der Methode näher gerückt.

Reizungsdauer	Ungereizt	Gereizt	Differenz	
25 Minuten	3,5 ccm	4,0 ccm	0,5 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
30 „	4,0 „	4,3 „	0,3 „	„ „
45 „	3,2 „	3,7 „	0,5 „	„ „
60 „	3,0 „	3,3 „	0,3 „	„ „
90 „	2,7 „	3,3 „	0,6 „	„ „
120 „	3,0 „	3,0 „	0,0 „	„ „
180 „	3,0 „	3,0 „	0,0 „	„ „

Mit Rücksicht auf die Schwankungen im Homogentisinsäuregehalt ungereizter Objekte in den einzelnen Versuchen kann man hier kaum mehr behaupten, als daß eine eben merkliche Differenz des Silbertiters auf der Höhe der Reizreaktion vorhanden ist.

Eine wesentliche Erweiterung der experimentellen Erfahrungen ergab sich unter Benützung der „Antifermentreaktion“, welche gleichzeitig auch methodisch der direkten Titration bedeutend überlegen ist. Es ergab sich sofort, daß die Antifermentreaktion ein viel empfindlicheres und sichereres Reagens auf die Stoffwechselvorgänge bei geotropischer Reizung darstellt, als die direkte Bestimmung der Homogentisinsäurevermehrung mit Silbertitration.

Dies zeigte sich bereits in der ersten hier darzulegenden Frage, wann frühestens bei Geotropismus die von uns konstatierten Stoffwechselprozesse nachweisbar sind.

Je 100 Wurzeln wurden in umkippbaren Holzkästen, welche mit feuchtem Sägemehl gefüllt waren, genau für 3, 4, 5, 6 Minuten horizontal gelegt. Sie wurden sodann rasch ihrer 2 mm langen Spitze beraubt, und die Spitzen sofort verrieben, um in der üblichen Weise unter Zusatz von „Homogentisinsäurelösung" und Chloroform zur Aufstellung der Digestionsproben zu dienen. Nebst einer gleichen Probe aus 100 ungereizten Wurzelspitzen wurden alle Proben auf gleiches Volum und gleichen Silbertiter gebracht und nun während der Digestion bei 28° C. von fünf zu fünf Tagen in Teilproben von 5 ccm auf ihren Silberwert geprüft. Die Proben nahmen folgenden Gang.

Induktionszeit	0	3	4	5	6 Minuten	
	3,0 ccm	3,0 ccm	3,0 ccm	3,0 ccm	3,0 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
	2,5 „	2,6 „	2,5 „	—	2,7 „	„ „
	2,1 „	2,1 „	2,1 „	2,1 „	2,4 „	„ „
	1,3 „	1,3 „	1,2 „	1,7 „	2,2 „	„ „
	0,9 „	0,9 „	0,7 „	—	2,0 „	„ „

Die Temperatur während der geotropischen Reizung hatte 17° C. betragen. Den erhaltenen Zahlen nach konnte man sagen, daß bei fünf Minuten Reizungsdauer die erste Spur einer Antifermentreaktion erzielbar war. Bei sechs Minuten langer Reizung war die Antifermentreaktion bereits sehr deutlich ausgeprägt.

Dasselbe Resultat ergab die Wiederholung dieses Versuches in etwas anderer Anordnung.

Drei Partien von je 100 Lupinenwurzeln wurden in umkippbaren Holzkästen in Sägemehl aufgestellt. Temp. 16,5° C. Eine Partie Wurzeln blieb vertikal, die zweite wurde für zwei Minuten, die dritte für vier Minuten horizontal gestellt. Sodann wurden die Spitzen abgeschnitten und zu den Antifermentproben verarbeitet. Jede Probe bestand aus 100 zerriebenen Wurzelspitzen, 30 ccm Wasser, 50 ccm „Homogentisinsäurelösung" (10 ccm = 2,3 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$) und 5 ccm Chloroform.

	15. Mai	20. Mai	25. Mai	30. Mai	
Ungereizt	2,0 ccm	1,6 ccm	1,2 ccm	0,8 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Zwei Minuten Reizung . . .	2,0 „	1,6 „	1,2 „	0,8 „	„ „
Vier Minuten Reizung . . .	2,0 „	1,6 „	1,2 „	0,8 „	„ „

Wir dürfen somit nach allen Versuchsergebnissen annehmen, daß unter allen Umständen erst nach 6 Minuten langem Horizontalliegen bei Keimwurzeln von *Lupinus albus* die Antifermentreaktion deutlich ausgeprägt ist. Diese Zeit darf daher als die „Reaktionszeit der Antifermentreaktion“ bezeichnet werden. Gegenwärtig erscheint ihr Betrag kaum mehr auffällig klein, seit wir wissen, daß auch die Reaktionszeit anderer geotropischer Vorgänge nur gering ist. Nach Moisescu[1]) vermag man bei mikroskopischer Verfolgung des geotropischen Krümmungsvorganges bei 25° C. an Keimwurzeln von *Lupinus albus*, *Cucurbita*, *Zea*, *Vicia sativa* bereits in der ersten Minute des Horizontalliegens die ersten Spuren einer Abwärtskrümmung wahrzunehmen. Mit bloßem Auge sieht man die Krümmung allerdings erst nach 15—20 Minuten, oder noch später, deutlich.

Unsere Versuche beweisen uns aber auch, daß 6 Minuten langes Horizontalliegen nicht nur jene Zeit bedeutet, welche notwendig ist, damit die Antifermentreaktion in nachweisbarem Grade auftritt, sondern daß eine unter dieser Grenze liegende geotropische Reizung überhaupt nie imstande ist Antifermentreaktion auszulösen. Wir hätten demnach auch die „Präsentationszeit für die Antifermentreaktion“ in dem Zeitmaße von 6 Minuten zu erblicken.

Ich habe zuerst[2]) die „Präsentationszeit“ als jene Zeit definiert, welche mindestens als geotropische Reizungsdauer erforderlich ist, um bei einem Pflanzenorgan eine geotropische Nachkrümmung auf dem Klinostaten zu erhalten. Dieser Begriff sollte ein rein praktischer Verständigungsausdruck sein und nichts über theoretische Auffassungen präjudizieren. Fitting[3]) hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Zeitangaben für die Präsentationszeit bisher allgemein als länger angesehen wurden, als sie es in der Tat sind. 5 bis 7 Minuten langes Horizontalliegen genügt, wie Fitting fand, bei verschiedenen Objekten, um auf dem Klinostaten eine deutliche Nachkrümmung hervortreten zu lassen. Die „Präsentationszeit für die geotropische Krümmung“ dürfte somit ungefähr dieselbe sein wie die Präsentationszeit für die Antifermentreaktion. Vielleicht werden noch späterhin geotropische Vorgänge bekannt werden, welche eine noch geringere Präsentationszeit besitzen als Krümmung

1) N. Moisescu, Bericht. Deutsch. bot. Ges., Bd. XXIII, p. 364 (1905).

2) F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, p. 183 (1898), Ber. Deutsch. bot. Ges., Bd. XIX, Generalvers.-Heft p. 128 (1901).

3) H. Fitting, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, p. 360 (1905).

und Antifermentreaktion. Fitting hat in seinen umfassenden Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang gezeigt[1]), daß der bisherige Begriff von Präsentationszeit nur für die kontinuierliche geotropische Reizung gilt. Bei Anwendung intermittierender geotropischer Reizung konnte Fitting dartun, daß sicher weniger als 1 Sekunde Reizungsdauer ausreicht, um von der Pflanze als geotropischer Reiz wahrgenommen zu werden. Diese Erfahrungen führten zu einer wesentlichen Berichtigung unserer Vorstellungen über „Präsentationszeit". Wir dürfen nun nicht mehr annehmen, daß jene Zeit von etwa 5—7 Minuten, welche als geotropische Reizungsdauer zur Erzielung einer Nachkrümmung erforderlich ist, unbedingt zur Wahrnehmung des Reizes nötig ist. Übrigens wird ja dasselbe bereits durch die erwähnten mikroskopischen Beobachtungen über den Krümmungsbeginn bewiesen.

Fitting hat ausführlich dargelegt, wie man die „Präsentationszeit der geotropischen Krümmung" nunmehr aufzufassen hat. Sie ist jene Zeit, welche für die Wirkung des geotropischen Reizes nötig ist, damit die ausgelösten Reaktionsvorgänge nicht wieder noch vor Ablauf der Reaktionszeit soweit ausklingen, daß eine sichtbare Krümmungsaktion unterbleibt. Diese Zeit ist natürlich von der „Perzeptionszeit", d. h. jener Zeit, welche mindestens zum Zustandekommen einer geotropischen Perzeption erforderlich ist, weit verschieden. Die Perzeptionszeit beträgt wahrscheinlich meist nur Bruchteile einer Sekunde.

Unser korrigierter Begriff von „Präsentationszeit" führt uns hinüber zur Betrachtung jener Zeitausmaße, welche zum Ausklingen einer erfolgten geotropischen Reizung erforderlich ist. Ich habe in einer früheren, 1898 erschienenen Arbeit[2]) wohl zuerst versucht, diese Zeitgröße in die pflanzliche Reizphysiologie einzuführen. Ich bezeichnete damals als „Impressionszeit" jene Zeit, während welcher nach einer erfolgten geotropischen Reizung noch eine Nachkrümmung auf dem Klinostaten hervorgerufen werden kann. Fitting ist jedoch vollständig im Rechte, wenn er sagt (a. a. O., p. 333), daß man über das Abklingen der geotropischen Erregung aus der Impressionszeit sichere Schlüsse nicht ableiten könne, weil ja Größe der Erregung und Größe der Krümmungsreaktion nicht unbedingt proportional wachsen und fallen müssen. Immerhin aber ist die Impressionszeit unverkennbar in ihrer Dauer

1) a. a. O., p. 302.

2) F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, p. 182, 188 (1898).

abhängig von der Länge und Intensität der geotropischen Reizung. Ich meine deshalb, daß wir mit der nötigen Kritik und den nötigen Vorbehalten den Begriff der Impressionszeit sehr wohl beibehalten können, ebenso wie den Begriff der Präsentationszeit.

Die Impressionszeit wurde von uns nun auch für die Antifermentreaktion geotropisch gereizter Lupinenwurzeln gemessen. Zunächst folgt eine Versuchsreihe, welche Aufschluß darüber geben sollte, wie lang die Impressionszeit nach 6 Minuten langer geotropischer Reizung ist, und in welchem Verhältnisse während dieser ganzen Zeit die Antifermentreaktion zunimmt und abnimmt. Impressionszeit ist hier jene Zeit, während welcher nach Aufhören der geotropischen Reizung noch Antifermentreaktion nachweisbar ist.

Vers. I. Temperatur während der geotropischen Reizung und während des nachfolgenden Vertikalstehens der Keimlinge 18,5° C. Probe I: Ungereizte Wurzeln. Probe II: 6 Minuten Reizung und sofortige Verarbeitung. Probe III: 6 Minuten Reizung und 15 Minuten Vertikalstehen. Probe IV: 6 Minuten Reizung und 30 Minuten Vertikalstehen. Jede Probe bereitet aus 75 zerriebenen Wurzelspitzen + 50 ccm „Homogentisinsäure" (10 ccm = 2,3 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$) + 30 ccm Wasser + 4 ccm Chloroform. Wie sonst wurden zu Beginn alle Proben auf das gleiche Volum und den gleichen Titer gebracht.

	24. Juni	29. Juni	4. Juli	9. Juli	
I. Ungereizt . . .	2,0 ccm	1,6 ccm	1,2 ccm	0,8 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
II. Sofort verarbeitet .	2,0 „	1,8 „	1,6 „	1,4 „	„ „
III. Nach 15 Min. . .	2,0 „	1,8 „	1,6 „	1,3 „	„ „
IV. Nach 30 „ . .	2,0 „	1,8 „	1,6 „	1,4 „	„ „

Vers. II. Drei Proben: I. ungereizt, II. sofort nach der 6 Minuten langen Reizung verarbeitet, III. nach 1 stünd. Vertikalstehen. Sonst alles wie im ersten Versuch.

	25. Juni	30. Juni	5. Juli	10. Juli	
I. Ungereizt . . .	2,0 ccm	1,6 ccm	1,2 ccm	0,8 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
II. Sofort verarbeitet .	2,0 „	1,8 „	1,6 „	1,4 „	„ „
III. Nach 1 Stde. . .	2,0 „	1,7 „	1,5 „	1,2 „	„ „

Vers. III. Temp. 18° C. Vier Proben: I. ungereizt, II. sofort nach der 6 Minuten langen Reizung verarbeitet, III. nach 90 Min. und IV. nach 120 Min. Vertikalstehen. Alle Proben bestanden aus je 100 zerriebenen Wurzelspitzen + 50 ccm „Homogentisinsäure"

(10 ccm = 2,5 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$) + 30 ccm Wasser + 4 ccm Chloroform.

	17. Okt.	22. Okt.	27. Okt.	6. Nov.	
I. Ungereizt . . .	2,1 ccm	1,7 ccm	1,3 ccm	0,5 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
II. Sofort verarbeitet .	2,1 "	1,8 "	1,6 "	1,2 "	" "
III. Nach 90 Min. . .	2,1 "	1,8 "	1,6 "	1,0 "	" "
IV. Nach 120 Min. .	2,1 "	1,8 "	1,5 "	1,0 "	" "

Vers. IV. Temp. 17° C. Vier Proben: I. ungereizt, II. sofort verarbeitet nach Reizung, II. nach 150 Min., IV. nach 180 Min. Vertikalstehen. Sonst alles wie in Vers. III.

	18. Okt.	23. Okt.	28. Okt.	7. Nov.	
I. Ungereizt . . .	2,1 ccm	1,6 ccm	1,2 ccm	0,4 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
II. Sofort verarbeitet .	2,1 "	1,8 "	1,6 "	1,2 "	" "
III. Nach 150 Min. .	2,1 "	1,7 "	1,4 "	0,6 "	" "
IV. Nach 180 Min. .	2,1 "	1,7 "	1,4 "	0,6 "	" "

Vers. V. Fortführung der Reihe mit 3½ Stunden und 4 Stunden Vertikalstehens. Alle Daten wie in den beiden letzten Versuchen.

	19. Okt.	24. Okt.	29. Okt.	8. Nov.	
I. Ungereizt . . .	2,1 ccm	1,6 ccm	1,2 ccm	0,5 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
II. Sofort verarbeitet .	2,1 "	1,8 "	1,6 "	1,2 "	" "
III. Nach 3½ Stdn. .	2,1 "	1,7 "	1,4 "	0,8 "	" "
IV. Nach 4 Stdn. . .	2,1 "	1,6 "	1,2 "	0,5 "	" "

Vers. VI. Fortführung mit längeren Zeiträumen. Temp. 17° C. Alles sonst wie voranstehend.

	20. Okt.	25. Okt.	4. Nov.	9. Nov.	
I. Ungereizt . . .	2,1 ccm	1,6 ccm	0,6 ccm	0,2 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
II. Sofort verarbeitet .	2,1 "	1,8 "	1,2 "	0,9 "	" "
III. Nach 5 Stdn. . .	2,1 "	1,6 "	0,6 "	0,2 "	" "
IV. Nach 6 Stdn. . .	2,1 "	1,6 "	0,6 "	0,2 "	" "

Vers. VII. Fortführung. Alles sonst wie voranstehend.

	22. Okt.	27. Okt.	6. Nov.	
I. Ungereizt . . .	2,1 ccm	1,6 ccm	0,6 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
II. Sofort verarbeitet .	2,1 "	1,8 "	1,4 "	" "
III. Nach 7 Stdn. . .	2,1 "	1,6 "	0,6 "	" "
IV. Nach 8 Stdn. . .	2,1 "	1,6 "	0,6 "	" "

Vers. VIII. Fortführung. Temp. 17° C.

	23. Okt.	28. Okt.	8. Nov.	
I. Ungereizt . . .	2,1 ccm	1,6 ccm	0,7 ccm	$\frac{n}{10}$ AgNO$_3$
II. Sofort verarbeitet .	2,1 "	1,8 "	1,4 "	" "
III. Nach 10 Stdn. . .	2,1 "	1,6 "	0,6 "	" "
IV. Nach 12 Stdn. . .	2,1 "	1,6 "	0,7 "	" "

Vers. IX. Fortführung.

	25. Okt.	4. Nov.	9. Nov.	
I. Ungereizt . . .	2,1 ccm	1,2 ccm	0,7 ccm	$\frac{n}{10}$ AgNO$_3$
II. Sofort verarbeitet .	2,1 "	1,6 "	1,3 "	" "
III. Nach 16 Stdn. . .	2,1 "	1,2 "	0,7 "	" "
IV. Nach 24 Stdn. . .	2,1 "	1,2 "	0,7 "	" "

Bemerkt sei, daß in den Versuchen mit längeren Zeiträumen darauf geachtet wurde, daß die Wurzeln im gleichen Altersstadium verarbeitet wurden. Dies geschah in der Weise, daß die Wurzeln, welche am längsten vertikal stehen sollten, von den vier Partien zuerst gereizt wurden, und zuletzt, also zB. in Vers. IX nach Ablauf von 24 Stunden, Partie II mit sofortiger Verarbeitung.

Die Versuchsreihe demonstriert uns, daß nach 6 Minuten langer Reizung die Antifermentreaktion etwa auf voller Höhe bestehen bleibt bis 2 1/2 Stunden nach Abschluß der Reizung, daß sie sodann an Intensität abnimmt und etwa nach 4 Stunden definitiv und völlig verschwunden ist. Dann ist die Wurzelspitze erst völlig im normalen Status.

Dementsprechend ist von vornherein zu erwarten, daß die Antifermentreaktion während des normalen Vollzuges einer geotropischen Krümmung den Abschluß der Krümmung noch eine gewisse Zeit überdauert. Dies wurde in der Tat bewiesen durch eine Untersuchungsreihe, welche die Antifermentreaktion während der einzelnen Stadien der geotropischen Krümmung kontinuierlich zu verfolgen trachtete. Auch diese Versuchsreihe bezieht sich auf die Keimwurzeln von *Lupinus albus*.

Vers. I. Vier Partien von je 100 Keimwurzeln, in feuchtem Sägemehl kultiviert. Ein Kasten mit 100 Keimlingen diente zur Beschaffung der ungereizten Kontrollprobe. Die drei anderen Kästen wurden umgelegt, sodaß die Wurzeln horizontal standen. Die Reizungsdauer betrug in diesen drei Partien 1, 1 1/4 und 1 1/2 Stunde. Temperatur 16—17° C. Ein deutlicher Krümmungsbeginn war mit bloßem Auge nach 1 Stunde eben zu erkennen;

nach 1 1/2 Stunden wichen die Wurzeln um 20° von der Horizontalen ab. Nach Ablauf der genannten Zeiten wurden die Antiferment-proben aufgestellt; jede war bereitet aus 100 zerriebenen Wurzel-spitzen, 100 ccm „Homogentisinsäure“ (10 ccm = 2,5 ccm $\frac{n}{10}$ Ag NO_3), 4 ccm Chloroform.

	7. Jan.	12. Jan.	17. Jan.	22. Jan.	27. Jan.	
Ungereizt	3,0 ccm	2,5 ccm	2,0 ccm	1,5 ccm	1,0 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Geotrop. nach 1 Stde. . .	3,0 „	2,7 „	2,5 „	2,3 „	2,1 „	„ „
„ „ 1 1/4 Stdn. .	3,0 „	2,7 „	2,5 „	2,3 „	2,1 „	„ „
„ „ 1 1/2 „ .	3,0 „	2,6 „	2,3 „	2,0 „	1,7 „	„ „

Vers. II. Anordnung wie in I. Reizungszeiten 1 3/4, 2 und 2 1/4 Stunden. Temperatur 15° C. Krümmungsbeginn nach 1 Stunde. Nach 2 1/4 Stunden wichen die Wurzelspitzen um 45° von der Horizontalen ab.

	10. April	15. April	20. April	25. April	5. Mai	16. Mai	
Ungereizt . . .	3,0 ccm	2,5 ccm	2,0 ccm	1,6 ccm	0,7 ccm	0,0 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Geotrop. n. 1 3/4 Stdn.	3,0 „	2,8 „	2,6 „	2,3 „	1,7 „	1,1 „	„ „
„ „ 2 Stdn. .	3,0 „	2,8 „	2,5 „	2,2 „	1,6 „	1,1 „	„ „
„ „ 2 1/4 Stdn.	3,0 „	2,8 „	2,5 „	2,2 „	1,6 „	1,1 „	„ „

Vers. III. Anordnung wie in I. Reizungszeiten 2 1/2, 3 und 3 1/2 Stunden. Temperatur 15—16° C. Krümmungsbeginn nach 1 Stunde. Nach 3 1/2 Stunden wich die Richtung der Wurzel-spitzen um 60° von der Horizontalen ab.

	11. April	16. April	21. April	26. April	6. Mai	11. Mai	
Ungereizt	3,0 ccm	2,6 ccm	2,2 ccm	1,7 ccm	0,8 ccm	0,4 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Geotrop. n. 2 1/2 Stdn.	3,0 „	2,8 „	2,6 „	2,4 „	2,0 „	1,7 „	„ „
„ „ 3 Stdn. .	3,0 „	2,7 „	2,5 „	2,2 „	1,7 „	1,4 „	„ „
„ „ 3 1/2 Stdn.	3,0 „	2,7 „	2,4 „	2,2 „	1,7 „	1,4 „	„ „

Vers. IV. Anordnung wie in I. Reizungszeiten 1, 2 und 3 Stunden. Temperatur 17° C.

	25. April	5. Mai	10. Mai	21. Mai	
Ungereizt	3,0 ccm	2,1 ccm	1,1 ccm	0,6 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
Geotrop. nach 1 Stde. . . .	3,0 „	2,5 „	1,8 „	1,5 „	„ „
„ „ 2 Stdn. . . .	3,0 „	2,5 „	1,9 „	1,5 „	„ „
„ „ 3 „ . . .	3,0 „	2,5 „	1,8 „	1,5 „	„ „

Vers. V. Anordnung wie in I. Reizungszeiten 1, 4 und 5 Stunden. Temperatur 16,5° C. Nach 4 1/2 Stunden waren die Spitzen in die vertikale Richtung genau eingestellt.

VII. Verhalten geotropisch reizbarer Pflanzen auf dem Klinostaten.

Angesichts der lebhaften Diskussion, welche sich in den letzten Jahren über die Klinostatenwirkung entsponnen hat, ist die Untersuchung von Klinostatenpflanzen auf Antifermentreaktion von besonderem Interesse. Allerdings eine entscheidende Bedeutung für die Klinostatenfrage können wir den Antifermentversuchen nicht beimessen, mögen deren Resultate ausfallen wie immer.

Die ersten Erfahrungen über Vermehrung des Homogentisinsäuregehaltes in den Wurzelspitzen von Klinostatenobjekten wurden bereits in einer früheren Mitteilung kurz berührt. Es ergab sich für Lupinenwurzeln ohne weiteres, daß sie schon kurze Zeit nach Anbringung auf dem Klinostaten eine Homogentisinsäurevermehrung im Spitzengewebe aufweisen, wie nach geotropischer Reizung, und daß diese Vermehrung bestehen bleibt, wie lange wir auch immer die Objekte auf dem Klinostaten beließen.

Diese durch direkte Titration bestimmten Differenzen waren allerdings oft sehr klein, teilweise in die Fehlergrenze der Methode fallend.

In einem Versuche wurden 100 Keimlinge von *Lupinus albus* in Sägemehl in einem Zinkblechkasten verwahrt und, mit ihrer Längsachse zur horizontalen Klinostatenachse parallel orientiert, eine Stunde auf dem Klinostaten in Rotation erhalten; hierbei wurde eine Umdrehung in $1/2$ Stunde zurückgelegt. Zur Titration wurden für die 100 Wurzelspitzen 5,0 ccm Silberlösung $\frac{n}{10}$ verbraucht; für 100 ungereizte Wurzelspitzen hingegen 4,7 ccm $AgNO_3$. Temperatur 20° C.

In einem anderen Versuche wurden die Wurzeln bei 20° C. zwei Stunden in Rotation erhalten. Die Silbertitrierung der zerriebenen 100 Spitzen ergab 5,5 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$, bei 100 ungereizten Spitzen 4,7 ccm $AgNO_3$.

Das gleiche Ergebnis wurde auch nach 3 stündiger Rotation erzielt, und ebenso nach 4 stündiger. Als wir hierauf Wurzeln (bei 21,5° bis 24° C.) 24 Stunden lang rotieren ließen, war der Silbertiter der abgeschnittenen 100 zerriebenen Spitzen 5,4 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$, bei den Kontrollobjekten wieder 4,7 ccm. Es wurde nun auch geprüft, ob diese Homogentisinsäurevermehrung nach Beendigung der Klinostatenrotation und Wiederherstellung der

vertikalen Ruhelage wieder verschwindet. Drei Stunden nach Einnahme der Vertikalstellung zeigte sich die Homogentisinsäure bei Wurzeln, welche vorher 24 Stunden lang auf dem Klinostaten gedreht waren, noch vermehrt: Titer von 100 Spitzen 5,0 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ gegen 4,7 ccm im Kontrollversuch. In einem weiteren Versuche standen die Wurzeln nach Beendigung der 24 stündigen Rotation 6 Stunden lang vertikal, da war nun der Silbertiter vom Kontrollversuche nicht verschieden.

Diese vorläufigen Orientierungsversuche forderten dazu auf auch die feinere Antifermentmethode für die Klinostatenwirkung auf geotropisch reizbare Organe anzuwenden.

Vers. I. Außer dem Kontrollversuche mit 75 ruhig vertikal stehenden Wurzeln drei Proben zu je 75 Wurzeln aufgestellt. Temperatur 20° C. Die eine Partie wurde 14 Minuten lang auf dem Klinostaten gehalten, dessen Umdrehungszeit auf 27 Minuten gestellt war; sie machte somit ½ Umdrehung + 8,5°. Eine zweite Partie rotierte ebensolange, aber mit einer Umlaufszeit von 14 Min.; sie machte somit gerade 1 Umdrehung. Die dritte Partie verweilte gleichfalls 14 Minuten auf dem Klinostaten, aber bei einer Umlaufszeit von 7 Minuten: sie machte also 2 Umdrehungen. Jede der Antifermentproben bestand aus 75 zerriebenen Wurzelspitzen + 30 ccm Wasser + 50 ccm „Homogentisinsäure" (10 ccm = 2,3 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$) + 4 ccm Chloroform. Titer und Volum wurden genau gleichgestellt. Der Titer in 5 tägigen Intervallen während des Stehens bei 28° im Brutschrank, an je 5 ccm der Probe bestimmt, war:

	28. Juni	3. Juli	8. Juli	13. Juli	
Ungereizt	2,0 ccm	1,6 ccm	1,2 ccm	0,8 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
½ Umdrehung	2,0 „	1,7 „	1,4 „	1,2 „	„ „
1 „	2,0 „	1,7 „	1,4 „	1,2 „	„ „
2 Umdreh. i. 14 Min. .	2,0 „	1,8 „	1,5 „	1,3 „	„ „

Die Oxydationsverzögerung war somit in allen drei Fällen etwa gleich.

Vers. II. Anordnung analog. Temp. 20,3° C. Umdrehungszeit aller drei Klinostatpartien 25 Minuten; eine Probe wurde 15 Minuten in Rotation belassen, die zweite ½ Stunde, die dritte 1 Stunde.

	27. Juni	2. Juli	7. Juli	
Ungereizt	2,0 ccm	1,5 ccm	1,1 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
1/4 stündige Rotation .	2,0 "	1,7 "	1,5 "	" "
1/2 " " .	2,0 "	1,7 "	1,5 "	" "
1 " " .	2,0 "	1,8 "	1,6 "	" "

Vers. III. Anordnung analog. Temp. 20° C. Umlaufszeit 25 Minuten, die drei Partien von je 75 Wurzeln 3, 6 und 24 Stunden in Rotation erhalten. Um gleichalterige Objekte zu verarbeiten, war es nötig die letztgenannte Partie zuerst aufzustellen. Die Spitzen wurden abgeschnitten, verrieben, mit Chloroform versetzt, und blieben so bis zur Beendigung der Verarbeitung der beiden anderen Partien stehen. Dann wurde erst das reduzierende Wurzelextrakt gleichzeitig zu allen drei Proben zugefügt. Der Versuch nahm folgenden Verlauf:

	26. Juni	1. Juli	6. Juli	11. Juli	
Ungereizt	2,0 ccm	1,6 ccm	1,2 ccm	0,8 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
3 stündige Rotation .	2,0 "	1,8 "	1,5 "	1,2 "	" "
6 " " .	2,0 "	1,8 "	1,6 "	1,4 "	" "
24 " " .	2,0 "	1,7 "	1,5 "	1,2 "	" "

Die Zinkblechkästen, welche in allen diesen Versuchen als Kulturgefäße dienten, waren die von mir bereits früher beschriebenen „Keimkästen zum Gebrauche auf dem Klinostaten"[1]): parallelepipedische Kästen mit zwei gegenüberliegenden Glaswänden, deren die Querschnittfläche einnehmender Deckel ebenso wie die gegenüberliegende Basisfläche einen Rohransatz besaß, welcher zum Durchschieben der langen Klinostatenachse diente, welche letztere mit Korken in dem kurzen Rohr festgeklemmt wurde. Ein Kasten diente zur Aufnahme der Kontrollkeimlinge, die vertikal stehen blieben; ein ganz gleicher zweiter, durch welchen die Klinostatenachse bereits früher hindurchgesteckt worden war, konnte mit einem Handgriff auf dem Klinostaten angebracht werden, ohne die Wurzeln weiter zu stören.

Die Resultate der angeführten Versuche gehen einhellig dahin, daß bei Wurzeln auf dem Klinostaten eine typische Antifermentreaktion eintritt. Dieselbe ist bereits wenige Minuten nach Beginn der Rotation nachweisbar und hält so lange an, als die Rotation währt. Die Umdrehungsgeschwindigkeit des Klinostaten war, soweit untersucht, auf das Ergebnis ohne Einfluß.

1) Czapek, Richtungsursachen d. Seitenwurz. etc., Sitz.ber. Wien. Ak., Bd. CIV, Abt. I, Oktober 1895, p. 1203 (p. 7 des Sep.).

Wenn wir auch keinen zwingenden positiven Schluß aus diesem interessanten Versuchsergebnis ziehen wollen, so fällt es uns schwer zu behaupten, daß die erwähnten Resultate nicht für eine dauernde geotropische Reizung auf dem Klinostaten sprechen. Jedenfalls ist es gewagt, daran zu denken, daß auf dem Klinostaten eine andere, von der geotropischen verschiedene Reizung der Wurzeln erfolgt, welche für die Antifermentreaktion verantwortlich zu machen sei. Ich bin geneigt anzunehmen, daß unsere Klinostatenversuche einen neuen indirekten Beweis für die Ansicht abgeben, daß auch auf dem Klinostaten geotropische Reizung stattfindet, wenn auch eine geotropische Krümmung unterbleibt.

Fitting (a. a. O., p. 290) meint, daß seine wichtigen und exakten Versuche, durch die er zeigte, daß schon eine geringe Schrägstellung der Klinostatenachse ausreicht, um auf dem Wege der intermittierenden Reizung geotropische Krümmungen auszulösen, einen direkten Beweis dafür bilden, daß auch bei horizontal gestellter Klinostatenachse geotropische Reizung stattfindet, daß aber dann eine Kompensation der Krümmungsimpulse erfolge, wodurch das Ausbleiben einer geotropischen Krümmung bedingt sei. Ich teile diese Anschauung, insofern sie eine geotropische Reizung auf dem Klinostaten supponiert, vollkommen, doch sehe ich in den zugrunde liegenden Versuchen ebensowenig einen selbständigen Beweis für sie wie in allen anderen bisherigen Experimenten. Alle Methoden zusammen machen es jedoch überaus wahrscheinlich, daß die von Sachs begründete, später besonders von Noll vertretene theoretische Auffassung richtig ist.

Warum die geotropische Krümmung ausbleibt, erscheint mir jedoch durch unsere bisherigen experimentellen Kenntnisse noch zu wenig klargestellt. Daß es sich um eine einfache mechanische Kompensation der Reaktionsvorgänge handelt, müßte doch noch durch weitere Versuche sicher gemacht werden. Es ist heute die Meinung noch nicht auszuschließen, daß durch die Rotation auf dem Klinostaten ein eigentümlicher geotropischer Reizzustand erzielt wird, bei dem von Krümmungsimpulsen nach bestimmten Richtungen und von Gegenwirkungen überhaupt nicht gesprochen werden kann.

Nach den Versuchen Fittings findet allerdings zwischen dem geotropischen Krümmungserfolg bei wenig schräg gestellter Klinostatenachse und dem Ausbleiben einer geotropischen Krümmung bei genau horizontaler Achse ein Übergang statt, indem sehr geringe Krümmungen noch bei $^1/_2$ Winkelgrad Achsenneigung

zustande kommen. Doch wären Versuche mit noch kleineren Achsenneigungen entschieden für das Klinostatenproblem wünschenswert.

VIII. Die Lokalisation der geotropischen Perzeptionsfähigkeit bei Keimwurzeln.

Einer weiteren Nutzanwendung schien die Antifermentmethode fähig in der vieluntersuchten Frage nach der Lokalisation der geotropischen Sensibilität in der Wurzelspitze.

Seit meiner letzten Studie über dieses Thema[1]) ist eine größere Zahl wichtiger Arbeiten über diesen Gegenstand erschienen, welche teilweise in sehr verdienstlicher Weise neue Fragestellungen aufgerollt haben und so unser Gebiet wesentlich erweiterten. Zunächst wurden die Versuche mit gebogenen Glaskäppchen in einer gründlichen Untersuchung von E. Richter[2]) wieder aufgenommen, leider ohne positive Ergebnisse, da es nicht gelang, die von mir beschriebenen Resultate wieder zu erhalten. Es muß jedoch hervorgehoben werden, daß Richter nur die ältere, 1894 von mir beschriebene Methode angewendet hat, während er die von mir 1900 angegebene Abänderung, die gebogenen Glaskäppchen nach beendigter geotropischer Induktion abzunehmen und die Nachwirkung auf dem Klinostaten zu untersuchen, nicht berücksichtigt hat. Da es diese letztgenannte Methode leicht und sicher gestattet die Lokalisation der geotropischen Sensibilität auf die Wurzelspitze nachzuweisen, muß ich betonen, daß man aus einigen kritischen Besprechungen[3]) vielleicht den unzutreffenden Eindruck gewinnen könnte, als seien diese Versuche von Richter nicht bestätigt worden, während sie von diesem Autor überhaupt nicht wiederholt wurden.

Wegen der angewendeten Methode, die ein prinzipiell neues Moment einführte, erregten spätere Versuche von Piccard[4]) Aufmerksamkeit, zumal Piccard durch dieselben beweisen wollte, daß die Annahme einer Lokalisation der geotropischen Sensibilität auf die Wurzelspitze nicht richtig sei. Piccard brachte die

---

1) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXV, p. 313 (1900).

2) E. Richter, Zur Frage nach d. Funktion d. Wurzelspitze. Inaug.-Diss. Freiburg i. B. Wien 1902.

3) Vgl. Jost, Botan. Ztg. 1903, II. Abt., p. 23; Fitting, Ergebn. d. Physiol., 4. Jahrg. (1905), p. 726.

4) A. Piccard, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XL, p. 94 (1904).

Wurzeln auf einen passend eingerichteten Zentrifugalapparat, und zwar so, daß die horizontal stehende Rotationsachse in ihrer Verlängerung die Längsachse der Wurzel 1 mm von der Spitze der Wurzel entfernt schnitt. Hierdurch war dieser Punkt der Wurzel nicht gereizt, während die Wurzelspitze durch Zentrifugalkraft isoliert gereizt wurde. Dadurch, daß die Längsachse der Wurzel nicht senkrecht, sondern schräg zur Rotationsachse der Wurzel gestellt war, wirkte die Zentrifugalkraft auf die 1 mm lange Spitze und die folgende 1 mm lange Wurzelstrecke in entgegengesetztem Sinne. Nach Piccards Meinung sollte man annehmen, daß derartige Versuche darüber entscheiden müßten, welcher Reizimpuls der stärkere und entscheidende ist: der auf die Spitze ausgeübte oder der auf die höher oben gelegenen Teile der Wurzel. Indem ich bezüglich der näheren Begründung auf die Arbeit Piccards selbst verweise, möchte ich bemerken, daß das Prinzip dieser Versuche entschieden richtig und ingeniös ersonnen ist; doch genügen die experimentellen Angaben des Verfassers meiner Meinung nach vorderhand noch nicht, um irgend eine Ansicht über die erzielten Ergebnisse hinreichend zu begründen. Die Hauptsache für derartige Versuche wird die Konstruktion eines einwandfreien und sicher arbeitenden Apparates bilden. Für den einigermaßen erfahrenen Experimentator wird die allzukurze Angabe Piccards, „daß sehr sorgfältig auf bleibende Zentrierung“ des einmal in die Verlängerung der Rotationsachse eingestellten Punktes der Wurzellängsachse geachtet wurde, noch vag erscheinen; denn dies ist eine sehr schwierige, nur mit besonderen Hilfsapparaten zu lösende Aufgabe, deren exakte Durchführbarkeit an dem abgebildeten Apparate Piccards nicht erkenntlich ist. Ein weiteres schweres Bedenken muß ich hegen, ob tatsächlich mit dem benützten Apparate mit seinen Transmissionen, leichten Rahmengestellen usw. die von Piccard hervorgehobene Gefahr von Erschütterungen und Schwingungen der Wurzeln verhütet war. Hier machen ja Schwingungsamplituden von Bruchteilen eines Millimeters die ganze Versuchsanordnung unbrauchbar, und es hätte strenger Kontrolle bedurft, um sagen zu können, wie groß die Schwingungen des in die Rotationsachse eingestellten Wurzelpunktes waren. Deshalb kann ich heute noch nicht der Meinung Piccards beipflichten, daß seine Versuche gezeigt hätten, daß der vorderste Millimeter der Wurzelspitze schwächer geotropisch empfindlich sei, als die darauffolgende Millimeterzone.

Ich kann darauf verweisen, daß meine Glaskäppchenversuche die Ansicht zu stützen vermögen, daß die geotropisch empfindliche Partie der Wurzel mindestens 2 mm lang ist, und vielleicht war diese Ausdehnung der Perzeptionszone die Ursache, daß Piccards Versuche die beschriebenen Resultate gaben. Wir haben, wie ich nachdrücklich hervorheben will, keine Beweise in der Hand, daß die Perzeptionsfähigkeit schon in den vordersten 1,5 mm der Wurzelspitze stufenweise abnimmt, wie Piccard für die zu widerlegende Anschauung zu supponieren scheint. Es erscheint mir nach wie vor am wahrscheinlichsten, daß nur die vordersten 2 mm der Wurzelspitze reizaufnehmend tätig sind, und daß in einer Distanz von 2 mm von dem Vegetationspunkt die Perzeptionsfähigkeit erlischt. In scharfem Gegensatze steht diese Ansicht zwar nicht zu der Meinung Piccard's, wohl aber zu der bekannten Hypothese von Němec und Haberlandt, der sich in neuester Zeit von führenden Physiologen auch Fr. Darwin zuneigt: daß nur die Stärkekörnchen führenden Zellen des jüngsten Gewebes der Wurzelhaube als perzeptorischer Apparat für den Schwerkraftreiz fungieren. Es ist hier nicht meine Sache, eine ausführliche Darlegung dieser „Statolithentheorie" zu geben, einer Theorie, die derzeit eigentlich durch nichts widerlegt, aber auch durch nichts schlagend bestätigt werden kann.

Auch den im nachfolgenden zu beschreibenden Versuchen, die sich der Antifermentmethode bedienen, kann ich (entgegengesetzt meiner vor längerer Zeit hierüber gehegten Meinung) keine entscheidende Bedeutung gegenüber der Statolithentheorie beilegen. Die Antifermentversuche müssen aber entschieden mit berücksichtigt werden, wenn man sich nach der Tragweite der Statolithentheorie fragt.

Vor Ausführung der Antifermentversuche wurde von uns eine Versuchsreihe absolviert, welche den Zweck hatte, direkt die Homogentisinsäurevermehrung in dekapitierten, geotropisch induzierten Wurzeln zu untersuchen.

Alle Keimwurzeln *(Lupinus albus)* waren in feuchtem Sägemehl kultiviert und wurden in Partien zu je 100 Keimlingen gezogen, von denen jedesmal mehrere zur Aufstellung verschiedener Parallelexperimente zur Verfügung standen.

Versuch I. Temperatur 24,5° C. Partie I: 100 Keimwurzeln um 0,5 mm dekapitiert und vertikal im Sägemehl weiterkultiviert. Partie II: 100 gleiche und gleich dekapitierte Wurzeln 30 Minuten lang (sofort nach der Operation) horizontal in feuchtes Sägemehl

gelegt. Beiden Partien wurden sodann 2 mm der Spitze abgeschnitten, die Spitzen mit Glasstaub, wie früher beschrieben, unter Wasserzusatz verkleinert, die Flüssigkeiten in Maßkölbchen auf 25 ccm aufgefüllt und nach klarem Absitzen des Niederschlages mit $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ titriert. Partie I verbrauchte 4,7 ccm, Partie II 5,0 ccm $AgNO_3$.

Bei der Dekapitierung um 0,5 mm wurde die Wurzelhaube bis zum Meristem der Wurzelspitze, und auch von diesem öfters ein Teil, entfernt. Um 0,5 mm dekapitierte Lupinenwurzeln zeigen bereits eine deutliche Hemmung der Krümmungsaktion, wenn man sie horizontal im feuchten Raume kultiviert.

Versuch II. Wiederholung von I. Temp. 23 °C. Alles genau wie in I. Die Titrierung ergab bei den vertikalen Objekten 4,8 ccm, bei den horizontalen 5,5 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$.

Versuch III. Dekapitierung um 1 mm. Temperatur 22,5° C. Alles sonst wie in Versuch I. Die Titrierung ergab bei den vertikalen Objekten Verbrauch von 4,8 ccm, bei den horizontal liegenden 5,3 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$.

Versuch IV. Wiederholung von III, doch Reizungsdauer von Partie II 1 Stunde. Temperatur 22° C. Die Titrierung ergab bei den vertikalen Objekten 4,7 ccm, bei den horizontalen 5,0 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ Bei der Dekapitierung um 1 mm wird bereits das gesamte Meristem der Wurzelspitze samt den anschließenden Plerom- und Periblempartien sicher entfernt.

Versuch V. Dekapitierung um 1,5 mm. Reizungsdauer der Partie II 1 Stunde. Temperatur 22° C. Titrierung ergab Verbrauch von 2,5 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$ für die vertikalen, von 2,3 ccm für die horizontalen Objekte. Somit keine Differenz mehr zugunsten der induzierten Wurzeln.

Versuch VI sollte noch prüfen, ob die abgeschnittenen Wurzelspitzen für sich, unabhängig von der Trennung vom Organ, die Homogentisinsäurevermehrung zeigen. Abgeschnitten wurden 5 mm der Spitze. 100 Spitzen wurden nach der Amputation horizontal auf feuchtem Filterpapier durch 30 Minuten liegen gelassen; 100 Spitzen sofort verrieben. Temperatur 22° C. Titrierung 5,0 ccm

Es verbleibt uns wohl nur die Annahme, daß das Horizontalliegen auch noch von dekapitierten Wurzeln perzipiert wird, selbst wenn bis 1,5 mm der Spitze entfernt worden sind. Man kann die Tatsache der geotropischen Reizwahrnehmung indirekt aus der Konstatierung der Antifermentreaktion erschließen. Diese gewiß bemerkenswerte Tatsache beweist uns jedoch nicht die Richtigkeit der Ansicht Piccards, wonach auch die Wachstumszone der Keimwurzeln zur geotropischen Reizwahrnehmung befähigt sei. Zuungunsten dieser Ansicht spricht vielmehr die weitere Erfahrung, daß nach Dekapitierung um 2 mm die Antifermentreaktion bei Horizontallagern der Keimwurzeln ausbleibt. Am besten mit dem Ausfalle der Antifermentversuche harmoniert meine schon früher vertretene Meinung, daß nur die Spitze der Keimwurzeln zur geotropischen Reizaufnahme befähigt ist, und daß die Grenze der sensiblen Zone ungefähr 2 mm oberhalb der Wurzelhaubenspitze gelegen ist.

Die größten Schwierigkeiten bieten sich dar, wenn man die Statolithenhypothese mit dem Ergebnisse der Antifermentversuche konfrontiert. Bei voller Anerkennung der Vorzüge dieser Hypothese ist es mir nicht möglich, zuzugeben, daß die Antifermentversuche die Anschauung, wonach die Statolithenstärke der jüngsten Haubenregion der einzige Apparat zur geotropischen Wahrnehmung sei, unangetastet lassen. Bei strengster Kritik muß man einräumen, daß eine sichere Antifermentreaktion noch zu erzielen ist, wenn die ganze Wurzelhaube, das Meristem der Wurzelspitze, ein großer Teil der jungen Wurzelgewebe völlig entfernt worden sind. Die Antifermentreaktion tritt zudem an den dekapitierten Wurzeln notorisch knapp nach der Operation ebenso leicht auf wie später. Sie ist von den Regenerationsvorgängen und der Neubildung von „Statolithenzellen“ völlig unabhängig — im Gegensatze zur Hemmung der Krümmung infolge Induktion post operationem, welche mehr weniger mit anderen Wundshockerscheinungen mit dem Eintritte der Regeneration der Wurzelspitze gleichzeitig schwindet.

Es bleibt uns daher nur die Annahme, daß sich auch unabhängig von dem Statolithenapparat der Wurzelspitze und den Bewegungen seiner Amylumkörnchen irgendwelche Einrichtungen in den Geweben der Wurzelspitze finden, welche eine geotropische Reizaufnahme gestatten. Wir haben gegenwärtig kein anderes Mittel, jene Einrichtungen indirekt nachzuweisen, als unsere Antifermentreaktion. Im Sinne einer Antwort auf die jüngsten Dar-

legungen von B. Němec[1]) muß ich hier nachdrücklich betonen, daß die ganzen hier ausführlich referierten ausgedehnten Untersuchungsreihen streng beweisen, daß bei Keimwurzeln bei jeder geotropischen Wahrnehmung Antifermentreaktion erfolgt, und daß bei Ausschluß anderer tropistisch wirksamer Faktoren aus der Antifermentreaktion ein sicherer Rückschluß auf eine wahrgenommene geotropische Reizung gestattet ist.

Im Anschluß an die Diskussion von Němec (l. c. p. 53) habe ich jedoch noch einige Betrachtungen hier anzufügen, welche zeigen mögen, wie viel Vorsicht bei einer Verwertung unserer Antifermentversuche gegen die Gültigkeit der Statolithenhypothese geboten ist. Ich stimme Němec vollkommen bei, wenn es dieser Forscher nicht für ausgeschlossen hält, daß in gewissem Sinne eine Dualität der Perzeptionsvorgänge vorliege. Einmal kann wohl der Statolithenapparat der äußersten Wurzelspitze das hauptsächlichste Organ zur geotropischen Wahrnehmung sein; es finden jedoch auch in den Geweben der ganzen Wurzelspitze bis in die Wachstumszone hinein Verlagerungen von Zellinhaltskörpern statt, welche zu gewissen geotropischen Wahrnehmungen und Reaktionsvorgängen führen. Ich kann es auch nicht ausschließen, daß im Sinne einer früher von mir diskutierten Möglichkeit der gegenseitige Druck der Gewebe und Zellen bei Lageänderungen in seiner Alteration wahrgenommen wird, und daß dieser Faktor bei der geotropischen Reizperzeption eine gewisse Rolle spielt. Was das hauptsächlichste Moment von allen diesen Eventualitäten ist, wage ich nicht zu entscheiden. Aber: wenn auch die Statolithenzellen im Sinne der jetzt vielfach beifällig aufgenommenen Hypothese einen bei der geotropischen Reizperzeption wirksamen Faktor darstellen, so zeigen doch unsere Antifermentversuche mit Sicherheit, daß außer den Statolithenzellen noch andere Zellen durch den Schwerkraftreiz affiziert werden, und daß dieser Eindruck zu Reaktionsvorgängen führt. Ob nun auch die normale geotropische Krümmung durch jene, heute ausschließlich durch die Antifermentreaktion nachweisbare Reizwahrnehmung vermittelt wird, läßt sich leider noch nicht entscheiden. Ich gebe ohne weiteres zu, daß es möglich ist, daß die geotropische Krümmung ausschließlich durch die Statolithenwirkung ausgelöst wird, während für die Antifermentreaktion sowohl die Statolithenwirkung als auch die Vorgänge in den übrigen Geweben der Wurzelspitze eine Rolle spielen.

1) B. Němec, Beihefte z. Botan. Centrbl., Bd. XVII (1904), p. 55—56.

Noch eines will ich zu bedenken geben. Wie in so vielen anderen Experimenten, welche mit Kontrollversuchen verglichen werden, ist auch in unseren Dekapitierungsversuchen der Fall nicht ausgeschlossen, daß wir tatsächlich heterogene Dinge vergleichen, während wir der Meinung sind, nur eine Versuchsbedingung (hier durch die Operation) variiert zu haben. Eine dekapitierte Wurzel ist gewiß ein ganz anderer Organismus als eine normale Vergleichswurzel, und Differenzen zwischen den beiden müssen mit größter Vorsicht gedeutet werden. So kann die vom Statolithenapparat unabhängige Reizwahrnehmung bei dekapitierten Wurzeln in der Tat stärker sein als bei normalen, ohne daß wir einen Intensitätsunterschied in der Antifermentreaktion nachweisen können. Aus einer gegebenen Reaktionsgröße können wir nie mit voller Sicherheit auf eine bestimmte Größe der Erregung durch den äußeren Reiz schließen.

Ich kann demnach nicht sagen, daß unsere Antifermentversuche die Statolithenfrage endgültig erledigen können. Eine weitere Frage, welche mit Hilfe unserer Methoden einer experimentellen Prüfung unterworfen wurde, war jene, ob in der oberen und unteren Hälfte horizontal gelagerter Keimwurzeln Differenzen aufgefunden werden können.

Wir benutzten hierzu die kräftigen Keimwurzeln der großsamigen Varietät von *Vicia Faba*, aus denen zwei Partien von je 50 gleichen Exemplaren ausgewählt wurden. Die eine Partie wurde horizontal zwischen zwei Lagen nassen Filtrierpapieres 30 Minuten lang liegen gelassen. Temperatur 24° C. Nun wurden an allen diesen Wurzeln mit Hilfe des Rasiermessers die Spitzen genau median gespalten, so daß die bei der geotropischen Induktion oben und unten gelagert gewesenen Flanken gesondert wurden. Die Spitzen wurden nun in einer Länge von 2 mm abgeschnitten, wobei die „oberen" und die „unteren" Hälften gesondert aufgesammelt wurden. Beide Proben wurden verrieben, in der üblichen Weise mit Wasser extrahiert und zur Silbertitrierung gebracht. Der gleiche Versuch wurde zur Kontrolle mit ungereizten Wurzeln (Partie II) aufgestellt. Die Titrierung ergab:

Partie II: Ungereizt, Hälfte 1	2,8 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
„ 2	2,7 „	„ „
„ I: Gereizt, obere Hälften	3,0 „	„ „
untere Hälften	3,1 „	„ „

Der Versuch wurde mit Hilfe der Antifermentmethode wiederholt, unter sonst genau gleichen Verhältnissen. Temperatur 23,5° C. Jede Probe bestand aus 50 verriebenen Spitzenhälften, 20 ccm Wasser, 30 ccm „Homogentisinsäure“ (10 ccm = 6,3ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$) und 4 ccm Chloroform.

	6. Juni	11. Juni	16. Juni	21. Juni	
Ungereizt: Hälfte 1 . . .	2,3 ccm	1,8 ccm	1,4 ccm	1,1 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$
„ „ 2 . . .	2,3 „	1,8 „	1,4 „	1,1 „	„ „
Gereizt: Obere Hälften . .	2,3 „	2,0 „	1,9 „	1,7 „	„ „
„ Untere Hälften . .	2,3 „	2,0 „	1,9 „	1,7 „	„ „

Ein Unterschied zwischen beiden Hälften der horizontal gelagerten Wurzelspitzen war mithin weder hinsichtlich der Homogentisinsäureansammlung, noch hinsichtlich der Antifermentreaktion aufzufinden gewesen. Irgend ein Schluß kann aus diesem negativen Versuchsergebnis nicht gezogen werden.

In welchem Verhältnisse die Antifermentreaktion zu den übrigen Vorgängen, die in der Wurzelspitze durch die geotropische Reizung ausgelöst werden, steht, ist durchaus unklar — so sicher auch die tatsächliche Verbindung dieser Stoffwechselprozesse mit der geotropischen Reizung steht. Daß die Antifermentreaktion mit der geotropischen Reizperzeption direkt in Konnex steht, wie ich anfänglich zu glauben geneigt war, ist durch eine Reihe von neueren Erfahrungen recht unwahrscheinlich geworden. Einmal ist die Reizwahrnehmung selbst, wie der geotropische Krümmungsbeginn, früher nachweisbar, als die Antifermentreaktion. Zum zweiten aber ist auch die Wurzelspitze an der geotropischen Reaktion mit beteiligt, wie ich anderwärts ausgeführt habe. Heute bin ich geneigt, die Homogentisinsäureansammlung und Antifermentreaktion als eine Teilerscheinung der Reaktionsvorgänge nach tropistischer Reizung aufzufassen, welche irgend eine, vielleicht ziemlich entfernte Beziehung zu den motorischen Prozessen hat, die wir nicht kennen. Jedenfalls handelt es sich um eine Alteration im oxydativen Abbau von Eiweißspaltungsprodukten, die in den weiteren Rahmen der Sauerstoffatmung und ihrer Beeinflussungen gehört.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Antifermentreaktion findet sich, soweit bis jetzt untersucht, nicht nur bei allen geotropischen Reizvorgängen, sondern auch bei

allen phototropischen Prozessen, die daraufhin geprüft wurden. Ebenso auch die direkt durch quantitative Bestimmung nachweisbare Anhäufung von Homogentisinsäure. Die Antifermentreaktion ist auch bei einseitig beleuchteten Keimwurzeln allgemein nachweisbar. Dadurch wird es wahrscheinlich, daß Keimwurzeln, obgleich sie sehr selten deutliche negativ phototropische Krümmungen ausführen können, doch allgemein phototropischen Reiz perzipieren. Das „phototropische Antienzym" war bisher von dem bei geotropischer Reizung produzierten Antistoff nicht zu unterscheiden. Die Antifermentreaktion ist schließlich auch bei Hydrotropismus vorhanden.

Bei der Verfolgung der oxydativen Stoffwechselvorgänge während der geotropischen Krümmung von Keimwurzeln bewährt sich am besten die Antifermentreaktion.

An horizontal liegenden Lupinenwurzeln ist die Antifermentreaktion nach 6 Minuten Reizungsdauer deutlich erzielbar. Diese Zeit ist die „Reaktionszeit" der Antifermentreaktion; ihre „Präsentationszeit" ist ungefähr dieselbe. Die Antifermentreaktion bleibt bei 6 Minuten Reizungsdauer etwa $2\frac{1}{2}$ Stunden nach Abschluß der geotropischen Reizung auf gleicher Höhe, nimmt sodann ab und ist nach etwa 4 Stunden ganz verschwunden.

An ungestört sich krümmenden Keimwurzeln ist die Antifermentreaktion nach 5 Stunden noch auf voller Höhe, während die geotropische Krümmung bereits lange vollendet ist. Stellt man die Keimwurzeln nach verschieden langer geotropischer Reizung wieder vertikal, so ist an ihnen die Antifermentreaktion um so längere Zeit hindurch noch zu erzielen, je länger die Reizung gedauert hatte, und zwar noch etwa 9 Stunden, sobald man 10—20 Minuten gereizt hatte, etwa 20 Stunden, sobald man 30—40 Minuten gereizt hatte, und etwa 40 Stunden, sobald eine Induktion von 50 Minuten Dauer vorangegangen war. Hierbei spielt natürlich die Nachkrümmung mit eine Rolle.

Bei Wurzeln, die auf dem Klinostaten um eine horizontale Achse rotieren, stellt sich die Antifermentreaktion wenige Minuten nach Beginn der Rotation ein und bleibt ungeschwächt während der ganzen Rotation erhalten. Es kann diese Erscheinung als Stütze der Ansicht dienen, daß auch auf dem Klinostaten eine geotropische Reizwahrnehmung stattfindet.

Die Antifermentreaktion nach Horizontallagerung tritt auch bei dekapitierten Keimwurzeln ein, so lange nicht die amputierte

Spitzenregion mehr als 1,5 mm, von der Haubenspitze an gerechnet, beträgt. Eine gewisse geotropische Reizwahrnehmung ist deshalb auch nach Entfernung der „Statolithenzellen" vorhanden. Doch ist diese Tatsache noch kein strenger Beweis gegen die sogenannte Statolithenhypothese.

An horizontal liegenden Wurzeln zeigt die Antifermentprobe aus den oberen und unteren Hälften der Spitzen keinen Unterschied im Verlaufe.

Ich fasse derzeit die Anhäufung von Homogentisinsäure und die Antioxydase-Produktion in tropistisch gereizten Pflanzenorganen als eine sehr allgemein vorkommende Teilerscheinung der Reizreaktion auf, welche jedenfalls eine vorübergehende Alteration im oxydativen Stoffwechsel darstellt.

Welche Beziehungen zu den sensorischen und motorischen Prozessen der Tropismen sonst anzunehmen sind, läßt sich bei der unvollkommenen Einsicht in die Reizprozesse, wie sie heute noch besteht, nicht im entferntesten sagen. Möglicherweise sind diese Beziehungen durchaus nicht enge.

Nachschrift.

Während des Druckes dieser Abhandlung erschien eine Mitteilung von E. Schulze und N. Castoro (Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 48, p. 396) in der auf Grund negativer Versuche, Homogentisinsäure aus Lupinenkeimlingen darzustellen, an dem Vorkommen dieser Säure gezweifelt wird. Auf p. 372 der vorliegenden Arbeit bezeichnen auch wir den exakten Nachweis der Homogentisinsäure als noch nicht erbracht. Da jedoch ein Wurzelenzym reines Tyrosin in eine $AgNO_3$ reduzierende Substanz überführt, welche die gleichen Eigenschaften wie unsere „Homogentisinsäure" aus Wurzeln zeigt, und gegenwärtig kein anderes reduzierendes Abbauprodukt des Tyrosins sicher bekannt ist, als die Homogentisinsäure, so erscheint uns die Ansicht, daß wahrscheinlich auch H. unter den entstehenden reduzierenden Stoffen vorliegt, auch heute nicht unbegründet. Weitere Untersuchungen sind im Gange. Die Antienzymfrage wird durch diese Kontroverse natürlich nicht berührt.

Über die
Bedeutung der Krone bei den Blüten und über das Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten. II[1]).

Von

E. Giltay (Wageningen, Holland).

Mit 3 Textfiguren.

Eine Krankheit war die Ursache, daß ich im Sommer 1904 fast keine Beobachtungen anstellen konnte. Dieser zweite Aufsatz kommt also ein Jahr später als ursprünglich beabsichtigt war.

Zunächst werde ich in demselben eine neue Methode beschreiben, um Insekten einzufangen und zu markieren, und um dieselben auch, wenn es gewünscht wird, an eine bestimmte Stelle zu bringen, und zwar ohne sie im geringsten zu verletzen, und ohne irgend welche Gefahr gestochen zu werden; sodann werde ich neue Versuche über die Bedeutung der Krone beschreiben.

Zu meinen Versuchen gebrauchte ich eine besondere Fangschachtel, die mir sehr gut gefallen hat, und die von einem sehr tüchtigen Mechaniker, Herrn Luynenburg, hier, auf meine Anweisungen hin konstruiert wurde.

Sie ist aus Kupfer gearbeitet, 7 cm weit, 5 cm hoch, das Kupfer ist ca. $2\,^1/_2$ mm dick.

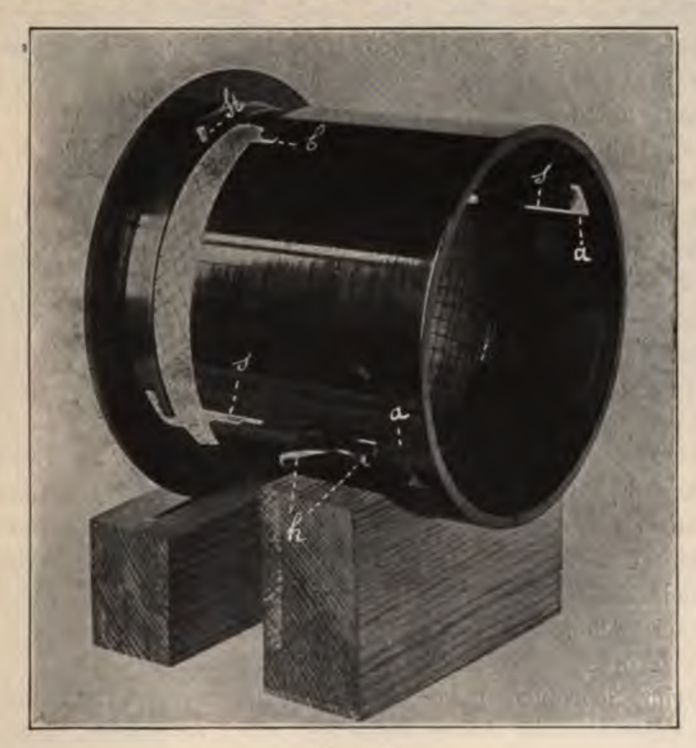
Die Schachtel besteht aus einem Zylinder und zwei Ringen, welche geeignete Gaze ausgespannt halten. Die beiden Gazeflächen bilden Deckel und Boden der Schachtel (Fig. 1). In den Ringen wird die Gaze mittels einer geeigneten Klemmung festgehalten, sie kann aber leicht herausgenommen und ausgewechselt werden. Die Gaze, die ich verwende, ist schwarz und hat quadratische Maschen von ca. 4 mm Diagonallänge[2]), sodaß keine Biene passieren kann, obschon sie möglichst weit sind.

---

1) Der erste Teil befindet sich in diesen Jahrbüchern, Bd. XL, p. 368.

2) Ganz ähnliche Gaze findet man bei den praktischen Bienenschleiern von Herrn Bösch in Märstetten, Schweiz.

Wir betrachten nun den oberen Ring des näheren, der also als Deckel zu dienen hat. Er trägt seitlich an zwei diametral gegenüberliegenden Stellen je ein kleines Stückchen Kupfer *(h)*. Beide dienen zunächst als Handhabe, um den Ring bequem an seine Stelle zu bringen; sie sind dann weiter von solcher Form, daß sie in die Spalten *(s)* gleiten; wenn sie bei *a* angekommen sind, wird der Ring ein wenig gedreht, sodaß die Griffe nun in die Querspalte kommen, damit der Ring nicht von selbst heruntergleitet.



Figur 1.

Der untere Ring ist von ähnlichem Bau und trägt zwei kupferne Stifte *(St)*, welche in zwei ganz kurze Schlitze *(b)* passen, die zu den erst erwähnten gekreuzt stehen; mittels eines ähnlichen Bajonettverschlusses wird auch der untere Ring festgehalten.

Es ist nun sehr leicht mit der Schachtel eine Biene, resp. ein anderes, genügend großes Insekt von einer Blüte wegzufangen. Man hat nur den Boden wegzunehmen und ihn in der Hand bereit zu halten; dann bringt man die Blüte mit dem Insekt in die Schachtel, wobei der Deckel nach der Oberseite gewendet wird,

oder man hält auch die Schachtel einfach über das Insekt. Wenn dieses sich nun erhebt, um fort zu fliegen, kann es dies wegen des Gazedeckels nicht tun. Sofort wird nun der Boden unter die Schachtel geschoben, und das Insekt ist gefangen.

Jetzt gilt es Deckel und Boden in unmittelbare Berührung zu bringen. Dies geht sehr leicht, wenn man den Deckel wieder herunterschiebt, bis er den Boden berührt. Deckel und Boden werden wieder mit Bajonettverschluß verbunden, und die Seitenwand wird von selbst frei. Das Insekt befindet sich nun zwischen den beiden Gazeflächen. Von einem Gehilfen wird es zwischen diesen beiden etwas geklemmt, sodaß es sich nicht rühren kann, und dann auf dem Thorax in geeigneter Weise markiert.

Ich habe mir ziemlich viel Mühe gegeben, um hierzu etwas Praktisches ausfindig zu machen.

Zuerst verwendete ich gewöhnliche Öltusche. Diese hat jedoch den Nachteil, nicht genügend schnell einzutrocknen. Ich habe dann verschiedene Sorten anderer Tuschen versucht. Am besten hat mir gefallen die Tusche selbst anzumachen. Hierzu wird das trockene Pulver mit etwas Porzellanlack angerieben, und zwar so, daß die Mischung sehr dick bleibt. Geschieht dies nicht, so fließt der Farbstoff, besonders bei etwas haarigen Exemplaren, zu sehr aus. Man bringe den Farbstoff in eine gut verschließbare Flasche (ich verwendete vorzugsweise die sogenannten Dekoktflaschen, weil sie einen weiten Hals haben und doch gut verschließbar sind) und gebrauche zum Schreiben nur die feinsten Pinsel (ich benutze Schönfeld Nr. 1). Erst wenn der Gehilfe berichtet, daß das Insekt ruhig sei, nehme ich die Pinsel aus der Flasche mit einem ganz kleinen Tröpfchen an der äußersten Spitze.

Beim Schreiben habe ich gleichfalls mehrere Systeme versucht. Gewöhnliche Ziffern kann man nicht verwenden, denn diese sind wegen der dabei vorkommenden gebogenen Linien zu schwierig anzufertigen und beanspruchen auch zu viel Raum. Sehr gut jedoch gelingt die Sache, wenn man folgende Zeichen verwendet:

0 = · 1 = | 2 = / 3 = \ 4 = L
5 = Γ 6 = ‹ 7 = › 8 = : 9 = ˥

Zum Beleg verweise ich auf Figur 2, welche nach Photographien von markierten Insekten angefertigt wurde. Von der Weise ihrer Anfertigung wird unten noch die Rede sein.

Man kann nun Zahlen, die größer als 9 sind, in verschiedener Weise machen: Mit verschiedenen Farben von zehn bis zehn, oder

auch indem man eine Farbe für zB. dreißig Zahlen verwendet, und dabei die obigen Figuren auch mit einem Punkt rechts oder links schreibt. Am besten jedoch hat es mir am Ende gefallen mit weißer Tusche die Zahlen bis 100 zu schreiben. Anfangs mißlingt



Figur 2.

dies zwar relativ oft, aber weiß ist so viel besser sichtbar wie andere Farben, daß es der Mühe wert ist die erforderliche Geschicklichkeit zu erwerben. Für die Zahlen von 100 bis 200 würde sich gelb am besten empfehlen. — Vergleiche für eine zweistellige Zahl die letzte Biene der Fig. 3, welche die Zahl 92 trägt.

Ich gehe nun zur Beschreibung meiner Versuche über.

Zunächst beschäftigte ich mich näher mit den Perezschen Experimenten[1]).

Dieser Forscher wollte sehen, in wie weit Kerner und Delpino recht haben, wenn sie behaupten, daß Bienen rot aus dem Wege gehen. Er brachte auf rote *Pelargonium*-Blüten, die bekanntlich bei uns von Insekten nicht besucht werden, etwas Honig und nahm war, daß Bienen, welche benachbarten Heliotrop besuchten, auch von den *Pelargonium*-Blüten angezogen wurden und dieselben alsbald zu besuchen anfingen. Sogar am folgenden Tag, als der Honig schon längst verbraucht war, fanden diese Besuche noch statt. Zu beachten ist auch, daß weiße und rosa Pelargonien, die in unmittelbarer Nähe standen, aber keinen Honig erhalten hatten, nicht besucht wurden, so fest waren die Begriffe „Honig“ und die Blütenfarbe, die wir „rot“ nennen, assoziiert; am Ende besuchten sie sogar auch rote Blüten, die keinen Honig trugen.

Plateau hatte diese Versuche wiederholt[2]). Er sah jedoch niemals Insekten sich auf nicht mit Honig versehene Blüten setzen, obgleich er von einigen *Bombus*-Exemplaren erwähnt, daß sie sich solchen Blüten zuwendeten und sie umflogen, ohne sich jedoch zu setzen. Wie in meinem ersten Aufsatz schon erwähnt, mußte ich die Resultate Perez' bestätigen, zwar nicht ganz der Interpretation nach, aber wohl in Rücksicht auf die Tatsachen. Seitdem habe ich mit *Pelargonium* verschiedene neue Versuche angestellt, und ich werde nun meine Experimente mit dieser Pflanze, die ich noch nicht besprach, in den folgenden Zeilen beschreiben.

Versuche mit *Pelargonium* im Jahre 1905.

2. Juni. Ein *Pelargonium*-Topf wurde einige Meter vor einem Bienenstock aufgestellt. Erst wurde von 2 Uhr 40 bis 3 Uhr beobachtet, ob Besucher wahrzunehmen seien. Es wurden jedoch keine gesehen.

Um 3 Uhr wurde Honig auf eine Blüte getan, eine Biene gefangen und versucht, sie zu dem Honig übergehen zu lassen, was jedoch nicht gelang. Auch zwei weitere Bienen entschlüpften.

---

1) J. Perez, Notes zoologiques. Bordeaux 1894, p. 25.

2) Plateau, Comment les fleurs attirent les insectes, 3e partie. Bruxelles 1897.

Mit Nr. 4 jedoch gelingt die Sache. Um 3 Uhr 50 verläßt dieselbe die Honigblüte. Um 4 Uhr kehrt sie zurück. Nach wiederholtem Umfliegen des Blütenstandes geht sie zu einer halb geöffneten Knospe und dann zur richtigen Blüte. Um 4 Uhr geht sie wieder fort.

Um 4 Uhr 45 kommt eine neue, nicht markierte Biene herbei. Dies geschieht nur sehr selten. Während sie auf der Blüte saß, wurde sie mit einer Marke versehen. Die Pflanze wurde dann fortgenommen.

3. Juni. Eine neue Pflanze ohne Honig auf den Blüten wurde an die Stelle der gestrigen gesetzt.

2 Uhr 49. Nr. 4 kreist einige Male um den Blütenstand und setzt sich. Sodann wird Honig auf eine Blüte getan, die sie sofort findet. 3 Uhr 2. Eine andere markierte Biene kommt herbei. Die Marke ist zwar zu sehen, aber so verwischt, daß sie nicht mehr lesbar ist; wahrscheinlich ist es die letzte vom vorigen Tage. Wir nennen sie weiterhin Nr. 4bis. Um 3 Uhr 4 kommt wieder Nr. 4, die sich nach längerem Hin- und Herfliegen setzt. Um 3 Uhr 10 wieder Nr. 4bis, um 3 Uhr 21 abermals, und um 3 Uhr 34 wird eine neue gefangen, als Nr. 5 markiert und zu dem Honig gebracht.

Nr. 4bis kommt dann bis 3 Uhr 52 noch viermal, Nr. 4 noch einmal. Damit es nicht der Honigduft sein kann, der lockend wirkt, wird dann wieder eine neue Pflanze ohne Honig an die Stelle der vorigen gesetzt.

Alsbald kommen zwei mit Marken versehene Bienen; sie fliegen wiederholt um die Blüte. Nur eine von ihnen setzt sich einen Augenblick, jedoch so kurz, daß ich nicht sehen kann, welche es ist. Einen Augenblick später wird der gewöhnliche Topf wieder an die alte Stelle gesetzt. Sofort setzt sich Nr. 5 darauf. Einen Augenblick später auch Nr. 4 und 4bis.

Resumé 1. Habitués kamen zu der alten Stelle, auch wenn sich dort ein Exemplar der Versuchspflanze befand, auf welches kein Honig gebracht worden war; sie setzten sich dann aber nicht oder nur sehr kurze Zeit; jedoch ließen sie sich in gewohnter Weise nieder, sobald Honig auf der Pflanze vorhanden war. —

Senkrecht zur Verbindungslinie zwischen Bienenstock und honiglosem Topf setzte ich, 30 cm von letzterem entfernt, eine honigtragende Pflanze.

Alsbald kommt Nr. 4; sie geht zunächst zur alten Stelle, biegt aber sofort schief ab zur Honigblüte.

Die Honigpflanze wurde sodann noch 30 cm weiter seitlich gestellt.

Um 4 Uhr 11 kommt Nr. 4 sofort auf die honigtragende Pflanze. Um 4 Uhr 13 kommt Nr. 4bis zuerst an die alte Stelle, setzt sich dort, geht zu einem Baumstamm in unmittelbarer Nähe, und dann zur Honigpflanze. Nr. 5 kommt zuerst an die alte Stelle und geht dann zur Honigpflanze. 4 Uhr 14. Nr. 5 geht jetzt sofort zur Honigpflanze; Nr. 4a fliegt nach derselben Blüte, geht dann zur alten Stelle, kehrt aber alsbald wieder zur Honigpflanze zurück. 4 Uhr 15. Nr. 4 besucht die Honigpflanze sofort.

Resumé 2. Wenn an eine Stelle, wo früher eine Honigpflanze stand, eine honiglose Pflanze gebracht wurde, und eine honigtragende 30 – 60 cm seitlich davon aufgestellt wurde, so fanden die meisten ersten Besuche an der alten Stelle statt, aber schon beim nächsten Besuch wurde dann sofort die richtige Blüte gefunden. —

Um 4 Uhr 24 wird eine honigfreie Pflanze 2,5 m östlich von dem alten Platz aufgestellt, 2,5 m westlich die honigtragende.

Mehrere Bienen umfliegen die alte Stelle, besuchen jedoch die beiden Töpfe nicht. Sodann wird die honigtragende Pflanze an die alte Stelle gesetzt. Sofort kommen 5, 4, und 4 bis darauf.

4 Uhr 29 werden 5 gewöhnliche Blätter reichlich mit Honig versehen und auf den Boden neben die honigtragende Pflanze hingelegt. Innerhalb weniger Minuten kommen 4, 5 und 4 bis zur Pflanze an der alten Stelle und später noch wiederholt; sie beachten jedoch die andere Pflanze und die honigtragenden Blätter gar nicht.

Resumé 3. Der Honigduft wirkte schon in der Höhe einer *Pelargonium*-Pflanze nicht mehr anziehend. —

4. Juni. Die Honigpflanze von gestern ist an ihrem alten Platz stehen geblieben. Natürlich ist aller Honig verschwunden.

Etwas nach halb drei Uhr bin ich bei der Pflanze. 2 Uhr 42 kommt Nr. 4, sucht zuerst an den Blüten herum, sodann auch etwas tiefer an den Stengeln. Nachdem 4 wieder fortgeflogen ist, wird etwas Honig auf eine Blüte gebracht. 2 Uhr 45 kommt Nr. 4 wieder zurück, sucht erst an einigen Blüten herum, findet auch sehr schnell die richtige. Innerhalb sechs Minuten besucht sie dann noch zweimal diese selbe Blüte, aber um 2 Uhr 58 besucht sie zuerst wieder ein paar nicht honigtragende und kommt dann erst auf die richtige Blüte.

In bezug auf das Betragen von Nr. 4 ist es nun zwar denkbar, daß sie, bevor ich zur Pflanze kam, dieselbe nicht besucht hatte, und daß sie erst dazu überging, als sie bemerkte, daß ich dabei war, da auch gestern meine Anwesenheit mit der des Honigs gepaart ging. Ein derartiges Betragen ist jedoch in hohem Grade unwahrscheinlich, wie dies auch direkt aus dem Versuche vom 14. Juni folgt, bei welchem zwei Tage, nachdem der Honig gegeben wurde, in ca. 17 m Entfernung noch eine markierte Biene bei der Versuchsblüte wahrgenommen wurde. Ich meine also folgern zu müssen:

Resumé 4. Zuweilen bewahren Bienen längere Zeit die Erinnerung an Honigblüten und fahren noch relativ lange mit Besuchen fort, wenn der Honig schon längst aufgebraucht ist (vergl. die Perezschen Versuche, p. 5). —

3 Uhr 5 wurde Nr. 8 markiert (die Nummer 6 und 7 waren aus Versehen überschlagen worden) und zu dem Honig gebracht.

3 Uhr 7. Eine Biene mit sehr kleinem Überbleibsel einer Marke sucht herum, findet aber den Honig nicht; wir bezeichnen sie als 8 bis.

3 Uhr 8. Nr. 4 fliegt einen Augenblick herum und geht ziemlich bald auf die Honigblüte. Obschon es natürlich nicht bestimmt zu sagen ist, scheint mir doch dieses Umherfliegen ein Suchen zu sein, und ich bin geneigt zu folgern, daß dies Ortsgedächtnis die Bienen auch zuweilen ein bischen im Stich läßt.

Nr. 9 wird markiert und zu der Honigblüte gebracht, und um 3 Uhr 30 wird die Pflanze der mit Honigblüte nicht seitlich, sondern 1 m der Bienenwohnung näher ausgestellt; an den alten Platz wird eine neue Pflanze ohne Honig gebracht.

3 Uhr 32. Nr. 5 (wenigstens wahrscheinlich, denn die Marke ist nicht mehr ganz deutlich, weshalb wir in der Folge 5? schreiben) kommt vom Bienenstock, passiert in kurzer Entfernung die Honigblüte, kehrt aber scharf um und besucht den Honig; etwas später besucht Nr. 4 zuerst die alte Stelle, sodann auch die Honigblüte; weiterhin zeigt Nr. 4 bis dasselbe Betragen, und dann geht 5? zweimal hintereinander sofort zur Honigblüte und Nr. 4 einmal. Dann aber besucht Nr. 5? wieder zuerst die alte Stelle, um erst in zweiter Linie zur Honigblüte überzugehen, und endlich kommt auch auch 8 bis, die wahrscheinlich anderen Bienen gefolgt ist, zu derselben Blüte.

3 Uhr 46 geht Nr. 4 sofort zur Honigblüte, dann nach dem alten Platz und wieder zur Honigblüte zurück, weiterhin abermals

zur alten Stelle und wieder zur Honigblüte zurück. Nr. 8 bis geht dann wieder zur Honigblüte, auch 4 und 5? sind zugleich dort.

Wohl deshalb, weil der Honig verbraucht ist, kehren 4 und 5? wiederholt zur alten Stelle zurück und suchen dann wieder die Blüte auf, die vor kurzem noch Honig getragen hat.

Am Ende der Versuche dieses Tages wird auch ein Topf ohne Honig 1,20 m östlich von der honigtragenden Pflanze aufgestellt. An dem ursprünglichen Platz der Töpfe wird die Pflanze weggenommen. Alsbald kommt Nr. 4 heran, fliegt sehr nahe an dem alten Platz vorüber nach dem neuen Topf, fliegt hier etwas herum, setzt sich einen Augenblick und geht dann zur Honigpflanze.

Resumé 5. Die in 2 resumierten Tatsachen wurden bestätigt und auch für den Fall gültig gefunden, daß die honigtragende Blüte näher zu dem Bienenstock gebracht wird, während an die alte Stelle eine honiglose gebracht wird. —

5. Juni. Nachmittags um halb drei wird zunächst die gestrige honigtragende Pflanze am selben Ort von meinem Schüler, Herrn H. J. L. Beck, der mir öfters behilflich ist, während einer Viertelstunde beobachtet. Am Ende dieser Zeit kommt Nr. 4, die ebenso fleißig ist wie gestern, und die fortwährend zwischen Pflanze und Bienenstock hin und her fliegt.

Neu markiert wurden 14, 15, 16 und 17. Ich hatte an diesem Tage aber wenig Erfolg, denn 15 entschlüpfte, bevor sie an den Honig gebracht war, und die anderen kamen nicht zurück.

Resumé 6. Man sieht markierte und zu dem Honig gebrachte Bienen durchaus nicht immer wiederkehren; andere dagegen sind besonders fleißig. So in den bis dahin ausgeführten Versuchen namentlich Nr. 4. —

Ich lasse Nr. 4 allen Honig der Versuchspflanze aufsaugen, und bringe auf den Stamm eines ungefähr einen Meter entfernten Fruchtbaumes mehrere Tropfen Honig, in der Absicht zu sehen, ob Nr. 4 dahin gelockt werde. Sie nimmt davon jedoch nicht die geringste Notiz; wohl aber von einer einzigen *Pelargonium*-Blüthe, die ich in gut 1 m Entfernung von der Versuchspflanze in die Hand nehme. Sie fliegt sofort darauf hin. Als ich dann die Blüte in noch etwas größerer Entfernung, als die des Honigs ist, auf ein Taburett lege, fliegt Nr. 4 gleichfalls dorthin.

Resumé 7. Mehrere, Tropfen Honig wurden nicht besucht und lockten jedenfalls bedeutend weniger an als eine einzige Blüte. —

6. Juni. Markiert und zum Honig gebracht wurden Nr. 18, 19, 20, 22, und 23; mit 21 mißlang dies.

Nr. 4 ist wieder emsig an der Arbeit; die Honigpflanze steht noch an ihrem gestrigen Platze.

Um 3 Uhr 45 wird ein ausgehöhlter und mit Honig gefüllter Kork an denselben Baum gebunden, auf dessen Stamm gestern mehrere Tropfen Honig gebracht worden waren. Dieser Kork wird nicht besucht.

Ich stelle eine Blüte in ein Röhrchen mit Wasser und befestige dieses an der Spitze eines kleinen Stabes, so daß die Blüte sich in derselben Höhe befindet, wie die Blüten der Pflanzen. Zunächst befindet sich das Röhrchen nahe beim soeben erwähnten Stamm, um jedoch die Bienen, die durch das Röhrchen angelockt würden, nicht zu nahe an den Kork zu bringen, wird es auf der anderen Seite der Honigpflanze aufgestellt.

Nr. 4 geht emsig hin und her zwischen der Honigpflanze und der Blüte im Röhrchen, beachtet jedoch den Honig in dem Kork gar nicht.

4 Uhr 4 kommt auch Nr. 23 zur Honigpflanze.

Zuletzt wurde auch noch ein Schälchen mit Honig nahe beim hohlen Kork aufgestellt. Auch davon nahmen die Besucher jedoch keine Notiz.

Resumé 8. Während Blüten mit und ohne Honig wie früher öfters besucht wurden, gelang es nicht, einem ausgehöhlten, mit Honig gefüllten Kork Besuche abstatten zu lassen, und ebenso wenig einem ganzen Schälchen mit Honig. —

9. Juni. Die honigtragende Pflanze ist wie gestern aufgestellt. Neu markiert und zum Honig gebracht wurden Nr. 34 (die mit Zahlen zwischen 23 und 34 markierten haben auf andere Versuche Bezug), 35, 36, 37, 38 und 39.

Diesen Mittag kommen zwei Besucher regelmäßig, Nr. 4 und eine nicht mehr deutlich lesbar markierte, die wir Nr. 39b nennen wollen.

Ca. 1 m südöstlich von der *Pelargonium*-Honigpflanze wird eine Glasröhre mit einer blauen *Iris sibirica*-Blüte aufgestellt, in gleicher Entfernung nach Südwest eine entkelchte Blütenknospe der Klatschrose, bei der also die rote Krone vollkommen sichtbar ist.

Diese beiden werden nicht besucht.

Sodann wird die *Iris*-Blüte durch eine vollkommen offene Klatschrose ersetzt. Sie wird von beiden Bienen aufgesucht;

wenigstens kommen dieselben öfters in ihre unmittelbare Nähe und suchen offenbar etwas. Von hier aus fliegt nun auch schließlich Nr. 4 auf den Kork mit Honig, der spät am Nachmittage wieder an den Stamm befestigt wurde.

Zuletzt wird die Klatschrose südwestlich gestellt, und südöstlich nur das leere Röhrchen gelassen. Die Klatschrose wird nun öfters besucht, zuweilen jedoch auch das leere Röhrchen.

Resumé 9. Es bestand ein bedeutender Unterschied in dem Lockvermögen zwischen einer *Pelargonium*-Blüte, einer blauen *Iris* und einer entkelchten, also roten Klatschrosenknospe. Die beiden letzteren wurden nicht besucht. Weil jedoch eine offene Klatschrose von den auf *Pelargonium* eingeflogenen Exemplaren wohl besucht wurde, war wahrscheinlich ein Form- oder Größenunterschied die Ursache des Nichtbesuchtwerdens der Knospe, Farbenübereinstimmung dagegen wohl Ursache des Besuchtwerdens der offenen Blüte. Auch ein leeres Röhrchen fand einige Beachtung (Neugier?). —

12. Juni. 2 Uhr 50 bin ich bei dem *Pelargonium*; der Topf steht noch immer an demselben Ort. 2 Uhr 55 kommt der erste Besucher (Nr. 39b). Sodann wird neuer Honig gegeben. Alsbald kommt Nr. 39b zurück, und einige Minuten später auch Nr. 4. Diese beiden kommen am selben Nachmittag wiederholt. Es wurde dann an einem anderen Ort im Garten, wo ca. 20 *Pelargonium*-Töpfe aufgestellt waren, auf den Insektenbesuch geachtet. In einer halben Stunde wurde jedoch kein einziges Exemplar wahrgenommen.

Resumé 10. In Übereinstimmung mit anderen Beobachtern wurden an einem Standort des *Pelargonium*, wo mit der Pflanze keine Versuche angestellt wurden, auch keine Bienen angetroffen. —

14. Juni. Schon wiederholt hatte ich, während ich bei der *Pelargonium*-Versuchspflanze saß, gesehen, daß derselben alsbald Besuche gemacht wurden, und zwar auch ohne daß neuer Honig gegeben wurde.

Obgleich es mir sehr unwahrscheinlich schien, daß diese Besuche deshalb stattfanden, weil ich wieder bei der Pflanze beobachtet wurde, und in der Erwartung, daß nun bald Honig zu finden sein würde, wollte ich, wenn möglich, doch mehr Sicherheit haben. Ich stellte mich daher mit einem Zeißschen Feldstecher bewaffnet in ca. 17 Meter Entfernung auf und zwar seitlich von der Verbindungslinie zwischen Bienenstock und Versuchspflanze, und obendrein noch etwas verdeckt. Gerade als ich ankomme, sehe ich eine markierte

Biene die Versuchspflanze besuchen; jedoch in einer weiteren halben Stunde kommt keine mehr. Wegen der Bewegung der Biene konnte ich die Marke nicht lesen.

Was zufälligerweise die Besucher in dem Augenblick meines Kommens abgelenkt hat, vermag ich nicht zu sagen; zu bemerken ist noch, daß von 4 bis 4½ Uhr, als ich mich vor die Versuchspflanze gesetzt und dieselbe mit mehreren Tropfen Honig versehen hatte, ebensowenig Bienen kamen, und dies, obgleich ich sie emsig in den Kasten gehen und aus ihm kommen sah. Abends 7½ Uhr lagen die Honigtropfen, soviel ich sehen konnte, gleichfalls noch unberührt an ihrer Stelle.

15. Juni. 8½ Uhr vormittags. Die Honigtropfen sind noch da, 2 Uhr nachmittags gleichfalls, aber wegen des Eintrocknens werden neue gegeben. Von 2½ Uhr an bleibe ich wieder bei der Pflanze. Um 2 Uhr 57 und um 3 Uhr 23 wird eine Hummel verjagt. Um 4 Uhr gehe ich fort; ich habe bis zu dieser Zeit keine anderen Besucher gesehen.

Am Abend desselben Tages sind die Tropfen jedoch fort und am folgenden Tage werden Nr. 4 und 39b wieder an der Arbeit auf der Versuchspflanze getroffen.

Resumé 11. Wie dies auch in meinem vorigen Aufsatz betont wurde, werden zuweilen die Besuche an einem bestimmten Ort eingestellt, ohne daß ein Grund anzugeben wäre[1]). Wie wir sahen, ist es nicht der, daß schon eingeflogene Bienen verunglückt wären. —

17. Juni. Honig, der am vorigen Abend gegeben worden war, war um 8 Uhr 40 noch vorhanden. Um 10 Uhr 10 war jedoch Nr. 4 schon an der Arbeit.

20. Juni. Am vorhergehenden Abend war ein Schwarm italienischer Bienen eingefangen und mit einem anderen Volke vereinigt worden. Es folgte jedoch eine Rauferei, und ziemlich viel Italiener wurden abgestochen. Eine dieser Italienerinnen, die sich anscheinend wohnungslos fühlte, finde ich diesen Mittag längere Zeit umherfliegend, am Ende setzt sie sich spontan auf die Honigblüte. Dies ist also das zweite Beispiel dafür, daß sich eine Biene spontan auf eine Versuchsblüte setzt, trotzdem die Versuchspflanze immerfort in unmittelbarer Nähe eines reichbevölkerten Bienenstockes gestanden hatte. Diese Italienerin wurde gefangen und markiert, später jedoch nicht wieder gesehen.

---

1) a. a. O., p. 390, 391 und 393.

Resumé 12. Im ganzen wurden zwei spontane Besuche auf den Versuchspflanzen wahrgenommen. —

Diesen Mittag kamen zunächst eine nicht deutlich lesbar markierte Biene und Nr. 39b. Sodann wurde ca. 1 m östlich von der Versuchspflanze eine *Pelargonium*-Blüte in einem kleinen, mit Wasser gefüllten Röhrchen aufgestellt, und in derselben Entfernung westlich ein leeres Röhrchen.

Die abgepflückte Blüte wurde nun mehrmals besucht, das leere Röhrchen jedoch gar nicht (im Gegensatz zu den Versuchen vom 9. Juni).

Nach Austausch der beiden Röhrchen blieb die Sache dieselbe. Sodann wurden in das bis dahin leere Röhrchen einige gelbe *Brassica*-Blüten gesetzt. *Pelargonium* empfängt stets mehr Besuche, jedoch kommen jetzt auch solche auf den gelben Blüten vor.

Resumé 13. In Übereinstimmung mit früheren Resultaten (vgl. Resumé 9) wurden auch jetzt Blüten von abweichender Farbe und Form weniger besucht wie *Pelargonium*-Blüten; ein leeres Röhrchen dagegen wurde gar nicht beachtet. —

Zusammenfassung für *Pelargonium*.

Im ganzen wurde mit 22 Bienen experimentiert, von denen 20 markiert und zu einer Honigblüte gebracht wurden, während zwei dieselbe wenigstens scheinbar spontan besuchten. Von den beiden letztgenannten tat es eine gewiß nicht ganz spontan; denn sie war ohne regelmäßige Arbeit und wahrscheinlich wohnungslos und flog in der Nähe des Bienenstockes, also auch in der Nähe der Versuchspflanze, fortwährend hin und her. Von den 22 kamen 8 zur Versuchsstelle zurück, eine von diesen (Nr. 4) jedoch öfter wie alle anderen. Jedoch wurde sie von dem ersten Versuchstag (22. Juni) bis zum siebzehnten beobachtet; leider wurden an den beiden letzten Tagen die Besucher nicht notiert.

Die Besucher der Honig tragenden Pelargonien bewiesen deutlich ihr Ortsgedächtnis und ihre Bevorzugung der honigtragenden vor den nicht Honig tragenden Blüten, und nachdem sie die ersteren einmal kennen gelernt hatten, auch ihr Erinnerungsvermögen an Pelargonien überhaupt; zugleich aber stellte sich heraus, daß sie zuweilen auch andere Sachen besuchten, von denen nicht angenommen werden kann, daß sie eine Lockung ausübten (so zB. ein leeres Röhrchen), es sei denn, daß eine Spiegelung des Glases sie angezogen hätte.

Ganz offen in der Nähe der Versuchsblüten liegender Honig blieb gänzlich unberücksichtigt oder wurde nur sehr wenig besucht. In den ca. 14 Tage andauernden Versuchen wurde kein Beispiel gefunden, daß Versuchsbienen andere mitbrachten, es sei denn, daß die eine, welche anfangs den Honig scheinbar ganz spontan fand, eine solche gewesen ist; viel wahrscheinlicher jedoch scheint es mir, daß sie sich aus reinem Zufall auf denselben gesetzt hatte, besonders weil dieser Besuch gleich im Anfang stattgefunden hatte. Es wäre doch gewiß sonderbar, wenn die Versuchsbienen andere mitnähmen, daß sie dies nur im ersten Anfang getan hätten, und weiterhin gar nicht mehr.

Perez hatte aus seinen Versuchen gefolgert, daß sich bei Bienen die Erinnerung an den Honig mit der Erinnerung an die Farbe der denselben tragenden Blüte assoziiert hätte, und er erklärt daraus die Besuche, die zuletzt auch an nicht Honig tragenden Exemplaren stattfanden. Solche Besuche waren auch bei mir sehr zahlreich. Ich glaube aber nicht, daß es unbedingt notwendig ist, sie auf Rechnung der Blütenfarbe zu stellen. Es wäre ja auch möglich, daß sich die Erinnerung an den Honig mit der Erinnerung an die spezielle Form oder an einen speziellen Duft assoziiert hätte. Ich gebe aber zu, daß dies unwahrscheinlich ist, und zwar weil ich nicht glaube, daß die Form so schnell und so sicher erkannt werden wird, als die Blüten tatsächlich aufgefunden wurden. Und in bezug auf den Duft scheint es mir gleichfalls nicht annehmbar, daß dieser in geringer Entfernung hätte so genau führend wirken können, als es tatsächlich der Fall war.

Ich meine also annehmen zu müssen, daß Bienen die roten *Pelargonium*-Blüten sich gegen die ganz anders gefärbte Umgebung abheben sehen und sie dadurch in gewisser Entfernung leicht auffinden können. Wie sie sich aber das Rot vorstellen, ist natürlich ganz unbekannt.

Versuche mit der Klatschrose.

Von dem 5. Juni an wurden auch Versuche mit der Klatschrose ausgeführt. Zunächst bestanden sie darin, daß in dem Versuchsfeldchen Bienen eingefangen und markiert wurden.

Mehrmals kehrten dieselben jedoch nicht zurück; wie es scheint, hatten sich noch keine regelmäßigen Besucher eingeflogen. So wurden am 9. Juni an einer anderen Stelle des Gartens Nr. 26 und 27 auf Klatschrosen gefangen und auf dem Versuchs-

feldchen wieder frei gelassen. Sie wurden jedoch nicht wiedergesehen; ebenso die im Feldchen selbst gefangenen Nr. 28 und 32; wohl aber kamen die früher gefangene Nr. 14[1]) zurück, und weiterhin die Nr. 29, 30, 31 und 33.

Am 11. Juni wurden Nr. 40, 41, 41b und 42 markiert. Dann wurde der erste Versuch gemacht.

Die Pflanzen waren in einem Kreis eingegraben worden, und zwar eine gegen Osten, eine gegen Westen, eine im Südosten, eine im Südwesten, und ebenso eine im Nordosten und eine im Nordwesten. In der Mitte befand sich ein Taburett, auf dem eine Glasdose mit fünf Reagensröhrchen stand, die durch Sand in ihrer Stellung gehalten wurden. In jedem Röhrchen befanden sich ein paar Blumen, die sehr pollenreich waren, weil sie sich in dem früher beschriebenen Häuschen geöffnet und daher keinen Insektenbesuch empfangen hatten. Zunächst wurde die Dose mit einem umgekehrten Topf bedeckt. Dann wurden zehn entkronte Blüten in eine andere Glasdose mit nassem Sand gesteckt, und in eine dritte eine einzige, intakte Blüte. Die beiden letztgenannten Dosen werden je auf ein Taburett in 1 m Entfernung außerhalb des Pflanzenkreises aufgestellt, vorläufig gleichfalls mit Töpfen bedeckt.

Unmittelbar vor dem Versuch wurden alle offenen Blüten abgepflückt und dann der Topf von der zentralen Glasdose abgehoben. Wenn nun die Besucher, die gerade in dem Feldchen waren, nach den in der Mitte stehenden Blüten geflogen waren — was stets fast unmittelbar nach dem Abheben geschah —, wurden die beiden anderen Dosen freigemacht, die Besucher von den zentralen Blüten verjagt, und beobachtet, wohin sie jetzt flogen. Sobald eine der beiden zuletzt genannten Dosen von einer Biene gefunden worden war, wurde zunächst die andere wieder bedeckt, dann von der ersteren die Besucherin verjagt (resp. die Besucher, wenn mehrere zugleich gekommen waren), auch diese Dose wieder bedeckt, die zentrale wieder freigelegt usw. Nach jedem Versuch wurden die beiden außerhalb des Kreises stehenden Dosen an eine andere Stelle gebracht.

---

1) Hier ist in der Notierung ein offenbares Versehen untergelaufen; denn bei den Pelargonien wurde am 5. Juni auch eine Nr. 14 markiert, die aber nicht zurückkehrte. Es ist also möglich — obgleich unwahrscheinlich — daß die zu dem Klatschrosenfeldchen zurückgekehrte Nr. 14 nicht hier markiert war, sondern früher bei dem *Pelargonium*.

Die Versuche wurden also ähnlich angestellt, wie diejenigen der neunten Versuchsanordnung von 1903[1]). Während hier aber auf der intakten Blüte im ganzen 24 Bienen und 23 Hummeln wahrgenommen wurden, und auf den entkronten 15 Bienen und 10 Hummeln, wurden in diesem Jahre in den zuletzt beschriebenen Versuchen 21 Besuche für die intakte Blüte notiert, und 7 für die entkronten. Der Grund für diesen Unterschied ist wohl einfach der, daß bei den früheren Experimenten die Bienen die entkronten Blüten schon lange kennen gelernt hatten, während dies in diesem Jahre noch nicht der Fall war.

Dennoch wollte es mir scheinen, als ob die Besuche der intakten Blüte relativ noch zu wenig zahlreich wären. Bei etwas genauerer Überlegung wird dies auch nicht Wunder nehmen, denn die beiden peripher aufgestellten Taburetts mit den Versuchsdosen standen 1 m außerhalb des Pflanzenkreises, also an einem ziemlich auffallenden Orte. Ich hatte aber schon mehrmals bemerkt, daß die Bienen auch genügend in die Augen fallende Sachen besuchen, wenn wir von ihnen gar nicht annehmen können, daß sie ein eigentliches Anlockungsvermögen besitzen[2]). Ich habe daher eine Änderung durchgeführt, die eine Modifikation der letzten Versuchsanordnung von 1903[3]) ist.

12. Juni. Zentral wurden, wie am vorigen Tage, einige reichlich mit Pollen versehene Blüten aufgestellt, die wieder ad libitum bedeckt oder offen gelassen wurden, während alle übrigen Blüten des Feldchens abgepflückt wurden. Zwischen die Äste einer jeden Pflanze wurde ferner ein Stock so gestellt, daß sich seine Spitze ungefähr in dem Niveau der Blüten befand. An ihr war eine Höhle angebracht, in die kurze Röhrchen gesteckt werden konnten, von denen bei einem Versuch gewöhnlich zwei verwendet wurden. In eines wurden mehrere entkronte Blüten gebracht (bei diesem Versuch 8), die bei allen Versuchen meistens reichlich mit Pollen versehen waren (bei diesem Versuch war dies mit fünf der Fall). In das zweite Röhrchen wurde eine einzige intakte Blüte gebracht, die obendrein fast leergetragen war.

Als ich zum Feldchen kam, waren mehrere Bienen an der Arbeit; alsbald ist es jedoch nur noch Nr. 30, mit welcher heute experimentiert wird.

1) a. a. O. p. 400.

2) Erwähnt habe ich es in Resumé 9.

3) a. a. O., p. 401, unten.

Fünfmal hintereinander wird dann Nr. 30 von den zentralen Blüten verjagt, und fünfmal besucht sie dann die intakte Blüte, die nach jedem Besuch an eine andere Stelle gesetzt wird; die entkronten werden gar nicht beachtet.

Nun wird eine einzige ihrer Krone beraubte, reichlich mit Pollen versehene Blüte etwas niedriger gestellt, sodaß sie etwas weniger sichtbar ist. Wie zu erwarten ist, wird diese Blüte nach dem Bedecken der im Zentrum stehenden auch nicht besucht. Sodann wurde aber unmittelbar neben diese entkronte eine intakte gesetzt, um zu sehen, ob jetzt die kronenlose wohl besucht werden würde. Bei wiederholten Besuchen an der intakten war dies jedoch zunächst nicht der Fall.

Zuletzt wird die entkronte Blüte aufgefunden, nachdem sie in einem anderen Topfe, zugleich mit der intakten, aufgestellt worden war. Nach Entfernung dieser letzteren wurde die entkronte wohl besucht, gewöhnlich jedoch erst nach längerem Suchen (vgl. auch die Versuche vom 21. und 23. Juni).

Resumé 14. Wenn zwischen mehreren entkronten und einer intakten Blüte eine Konkurrenz in bezug auf ihr Anlockungsvermögen bestand, wurde immer die intakte bedeutend mehr besucht. Weil die Bienen jetzt erst die entkronten Blumen kennen lernten, wurde die intakte deutlich mehr besucht wie bei den Versuchen von 1903. Die Art der Aufstellung war von merklichem Einfluß auf das Verhältnis der Besuche; befanden sie sich in den Klatschrosenstöcken, dann wurden die entkronten erst aufgefunden, nachdem die intakte unmittelbar daneben gestellt worden war.

13. Juni. Heute werden Nr. 43 und 44 neu markiert. Unter den Besuchern befindet sich Nr. 40, diese scheint aber sterbend zu sein; außerdem wieder Nr. 30.

Zentral werden fünf sehr pollenreiche Blüten aufgestellt; weiterhin in der Spitze eines Stabes (ähnlich wie am vorigen Tag): a) fünf sehr pollenreiche, entkronte Blüten und b) eine gewöhnliche, intakte Blüte. Zunächst wird a in denselben Topf gesteckt, in welchem gestern Nr. 30 die entkronte Blüte schließlich gefunden hatte; b ist zwei Töpfe davon entfernt.

Nachdem die zentralen Blüten bedeckt worden waren, fängt Nr. 30 an zu suchen, indem sie sich bei zahlreichen Knospen einen Augenblick aufhält. Am Ende findet sie die entkronten.

Sodann wird a und b dreimal eine andere Stelle gegeben; Nr. 30 fliegt auch jetzt dreimal zu der intakten Blüte.

14. Juni. Neu markiert sind Nr. 44 (diese Nummer wurde also aus Versehen zweimal angebracht), 45, 46, 47, 48 und 49.

Zentral werden fünf Blüten aufgestellt, auf einem Stab acht entkronte und auf einem anderen eine intakte Blüte, alle voll Pollen. Nachdem die zentralen Blüten bedeckt worden waren, besuchen Nr. 30 und eine nicht genau erkennbare wiederholt die intakte (gewiß 12 mal, vielleicht 14 mal), während die letzterwähnte Biene einmal die entkronten findet.

15. Juni. An der Arbeit sind Nr. 30 und 42. Bei der Wiederholung der vorigen Versuchsanordnung geht Nr. 42 dreimal nach der Kronenblüte, Nr. 30 einmal; die entkronten wurden nicht beachtet.

Inzwischen werden die zentralen und dann auch die peripheren Blüten für einen Augenblick von einer Hummel besucht; es ist die erste Hummel seit längerer Zeit (vgl. meine Bemerkungen im ersten Aufsatz p. 393).

Neue Versuchsanordnung.

Es wird versucht, ob auch farbige Papiere lockend wirken. Dieselben werden in der Form und Größe der Kronenblätter einer Klatschrose geschnitten und oben an die Mündung eines engen Röhrchens gebunden, in das man, wenn erwünscht, auch eine entkronte Blüte stecken kann; im ersteren Falle spreche ich von einer Papierblüte, in letzterem von einem Compositum. Zunächst wird, wie oben beschrieben, der Versuch mit zwei solchen Composita angestellt.

Die Bienen suchen unter diesen Umständen überall herum. Auch fliegen sie wohl zuweilen für einen Augenblick nach den Composita, halten sich aber dort durchaus nicht auf und setzten sich also auch nicht; obschon die Staubblätter der darin steckenden Herzen voll Pollen sind. Sobald ich aber in das Röhrchen auch eine vollständige Blüte bringe (deren Kronblätter also den Papierabschnitten aufliegen), so kommen sie sofort herbei, und zwar Nr. 30 und 42, mit denen heute experimentiert wurde.

Resumé 15. Künstliche Blüten aus Papier wirken nicht anziehend, auch nicht, wenn sie ein echtes Herz haben; sobald aber eine intakte Blüte neben dieses Herz gesteckt wird, wird die echte Blüte besucht. —

16. Juni. Ich finde Nr. 42, 45 und 30 an der Arbeit im Klatschrosenfeldchen.

Eine Blüte, die mit einem umgekehrten Topf bedeckt war, wird beflogen, sobald der Topf fortgenommen ist. Wenn während eines Besuchs der Topf übergestülpt wird, entweichen die Bienen an der Unterseite des Topfes — obgleich nicht immer sofort — un nehmen dann weiterhin gar keine Notiz mehr von der bedeckten Blüte.

Resumé 16. Wie voriges Jahr wurden mit einem Topf bedeckte, sehr gut zugängliche Blüten nicht besucht, wenn dieselben nicht von außen sichtbar waren. —

17. Juni. An der Arbeit sind Nr. 40, 41, 42, 30 und wahrscheinlich auch Nr. 21. Neu markiert werden Nr. 52, 53 und 54.

18. Juni. Beobachtet werden Nr. 30, 42, 45, 53 und eine nicht markierte.

19. Juni. An der Arbeit sind 30, 45, 52 und 53. Neu markiert werden Nr. 55, 56 und 57.

20. Juni. Mehrere markierte gesehen, keine neue. Bleibend sind jedoch nur Nr. 30 und 42 da, mit denen gearbeitet wird.

Wie gewöhnlich werden zentral fünf Blüten voll Pollen aufgestellt, die anderen werden weggenommen.

Ich wiederhole zunächst, daß Nr. 30 und 42 die beiden Bienen sind, mit denen schon am 15. Juni über den Besuch von Blüten mit Papierkronen experimentiert wurde. Jedem Topf wird nun eine Kunstblüte mit echtem Herz gegeben (ein Compositum), und zwar in rot und rosa in verschiedenen Schattierungen. Sobald dieselben an Ort und Stelle sind, fliegt Nr. 42 direkt nach dem östlichen Compositum; sie setzt sich dort aber nicht.

Nun werden die zentralen Blüten bedeckt. Die Bienen schweben umher, und die Papierkronen erregen gewiß ihre Aufmerksamkeit, besonders die lichten Farben, aber sie setzen sich nicht darauf.

Wenn aber eine vollständige Blüte an die Stelle des echten Herzens oder in dessen unmittelbare Nähe gebracht wird, dann finden sie die künstliche Blüte ziemlich bald, obgleich, wie mir scheint, weniger schnell als am 15., an welchem Tage nur mit zwei Composita experimentiert wurde. Die Composita, die neben der einzigen echten Blüte jetzt viel zahlreicher vorhanden sind, scheinen also nun in höherem Grade die Aufmerksamkeit abzulenken.

Sehr augenfällig ist es, daß, als ich auf eines der Composita ein einziges echtes Kronblatt gelegt hatte, Nr. 30 dieses findet, wenn auch erst nach ziemlich langem Umherfliegen; sie setzt

sich dabei zunächst auf dieses Kronblatt und geht dann auf das daneben befindliche Herz über.

Darauf wurde eines der Composita weggenommen, und eine echte Blüte an seine Stelle gesetzt. Nr. 42 besucht zunächst drei Composita, und geht dann auf die echte Blüte über. Als weiterhin alle Composita entfernt wurden, geht Nr. 30 unmittelbar nach der echten Blüte (einem schlechten Exemplar). Dies scheint mir ein näherer Hinweis dafür, daß die Composita früher die Aufmerksamkeit abgelenkt hatten.

Die echte Blüte wird nun viel weniger auffallend aufgestellt. Dennoch fliegen beide Bienen sofort zu ihr.

Weil ich meinte, daß die beiden Besucher jetzt nach wiederholtem Besuch der echten Blüte von den Composita weniger abgeleitet werden würden, wurden außer einer echten Blüte wieder ausschließlich Composita in die Röhrchen gestellt. Nr. 30 und 42 gehen auch sofort nach der echten.

Sodann wieder nur Composita. Nach längerem Suchen geht Nr. 42 auf ein hellrosa Exemplar über.

Bei erneutem Versuch sucht Nr. 42 umher und geht dann zu diesem, sich noch an derselben Stelle befindenden Compositum.

Es wird nun auch mit Nr. 30 experimentiert. Sie wendet sich verschiedenen Composita — besonders einem weißlichen — zu, zu dem sich auch Nr. 42 häufig hin begibt, setzt sich jedoch nirgends nieder.

Bei einem neuen Versuch besucht Nr. 42 zuerst dieselbe Stelle wie soeben, wo sich jetzt ein anderes Compositum befindet (und zwar mit Papiersorte 161 angefertigt); Nr. 30 geht darauf nach Papiersorte 354. Die Composita werden nun vertauscht, bis auf 354, das an seiner Stelle gelassen wird. Nr. 42 fliegt wieder nach demselben Topf wie soeben, und wo sich nun Papiersorte 387 befindet; auch Nr. 30 geht nach derselben Stelle, wo noch dieselbe Blüte steht.

Von jetzt an besucht Nr. 42 so ziemlich alle Composita, und zwar unabhängig von deren Stelle. Nr. 30 dagegen ist noch ziemlich zaghaft. Bei einem Versuch geht sie nach keiner Blüte, dann fliegt sie lange umher, ohne sich zu setzen, am Ende fliegt sie nach derselben Stelle wie früher, wo sich jetzt Papiersorte 161 befindet. Denselben Ort besucht sie beim folgenden Versuch noch einmal, fliegt dann ein bischen hin und her, geht nach einer weißlichen Papierkrone und besucht dieselbe beim folgenden Versuch von neuem.

Resumé 17. Die beiden Versuchsbienen Nr. 42 und 30 zeigen deutliche Verschiedenheiten in bezug auf die Leichtigkeit, mit der sie die Blüten mit Papierkronen auffinden. Neben der Erinnerung an diese teilweise aus Papier hergestellten Blüten zeigen sie auch deutlich wieder Ortsgedächtnis. —

21. Juni. Ich finde Nr. 30, 42 und 50 an der Arbeit. Neu ist Nr. 52.

Als Einleitung zu weiteren Versuchen wird wieder die Frequenz der Besuche an zehn entkronten und an einer intakten Blüte festgestellt. 12 mal hintereinander sah ich verschiedene Bienene die intakte besuchen, ohne daß sie jedoch die geringste Notiz von den zehn entkronten nahmen.

Dann wird ein ähnlicher Versuch mit einer intakten (a) Blüte und mit einem Compositum (b) angestellt. Nr. 30 geht zuerst nach (a), dann nach (b), jedoch ohne daß sie sich setzen würde. Es wird nun eine Papierblüte ohne Herz verwendet. Nr. 42 kommt wiederholt dahin, setzt sich jedoch ebensowenig. Als ein echtes Herz hineingesteckt worden war, besuchte Nr. 42 das Compositum nicht in höherem Grade. Ein kleines Stückchen echtes Kronblatt bleibt ebenso ohne Wirkung. Als ich jedoch ein ganzes Kronblatt darauf legte, ging 42 nach vielem Hin- und Herfliegen auf das Compositum über.

Nr. 42 ist jetzt wieder mit den Composita ausgesöhnt; denn als deren vier — mit Herz also — in Töpfe gestellt werden, besucht sie sie alle; obgleich erst nach einigem Hin- und Herfliegen, am Ende sogar zwei von vier Papierblüten (ohne Herz), die ich zuletzt an Stelle der Composita gestellt habe.

22. Juni. Von neuem wird versucht, ob die Bienen Blüten besuchen, die unter einem umgekehrten Topf stehen. Jetzt werden sogar fünf sehr pollenreiche aufgestellt.

Nr. 42 fliegt bei Bedeckung der zentralen Blüten umher, ohne irgend welche Notiz von dem umgekehrten Topf zu nehmen. Dann fliegt sie mit einem Male nach einem Kistchen mit einer kleinen Sammlung künstlicher Blüten, das in der Entfernung von ca. 1 m von dem Klatschrosenfeldchen auf dem Boden bereit steht, und die teilweise noch die Herzen haben, die am vorigen Tage hineingesteckt worden waren. Nr. 42 fliegt nun zu einem in einer Ecke stehendem Compositum. Ich stelle jetzt das Kistchen anders, sodaß eine andere Ecke sich an der Stelle befindet, die soeben beflogen wurde. Nr. 42 geht dann zur Blüte, welche sich

jetzt an der Stelle der zuerst besuchten befindet. Zuletzt geschah dies, ohne daß ich die zentralen Blüten bedeckte, während ich mit dem Kistchen beschäftigt war. In dieselbe Ecke stellte ich nun eine bleichrosa Blüte mit frischem Herzen. Die Biene geht zwar wieder von derselben Ecke auf das Kistchen, aber sie besucht doch zuerst eine andere Blüte. Aus welchem Grunde sie immer eine bestimmte Ecke bevorzugte, vermochte ich nicht ausfindig zu machen.

Ein Teller mit abgepflückten, durch Steinchen festgehaltenen Kronblättern wird nun hingestellt. Bei Bedeckung der zentralen Blüten begibt sich Nr. 42 sofort dahin, bleibt einen Augenblick darüber, fliegt dann umher, geht wieder zu dem Kistchen mit Kunstblüten, setzt sich, besucht ein auf der Erde liegendes Kronblättchen, geht wieder zu dem Teller und setzt sich nun darauf.

Resumé 18. Ebenso wenig wie früher werden von einem Topf bedeckte Blüten besucht. Wie früher wirkte ein Teller mit Kronblättern sofort anziehend. Daß jedoch für Nr. 42 wohl etwas Ungewöhnliches daran war, scheint daraus hervorzugehen, daß sie sich erst nach mehreren anderen Besuchen darauf gesetzt hat. —

Mittels Bedeckung der zentralen Blüten wird nun versucht Nr. 30 wieder auf die künstlichen Blüten zu locken. Es mißlingt mehrmals. Sie geht wohl ganz vorübergehend dahin, bleibt aber keinen Augenblick. Nr. 42 dagegen fliegt auch bei offenen zentralen Blüten zu den Composita.

Endlich bringe ich es fertig, Nr. 30 wieder auf ein bleichrosa Compositum übergehen zu lassen, und zwar indem ich wie früher ein Kronblatt darüber halte, und es schnell wegziehe, wenn sie da ist. Dennoch mißlingt die Sache nachher wieder; sie bleibt dann stets beim Hin- und Herfliegen, und setzt sich nicht. Endlich komme ich zum Ziel, indem ich eine ganze Klatschrose über eine Papierblüte halte; sie setzt sich, und ich nehme dann sofort die echte Blume weg.

Dann besucht Nr. 30 nicht nur dieses, sondern auch noch andere Composita. Für heute hat sie also das Kunststück wieder gelernt. Am folgenden Tage konnte ich leider nicht feststellen, ob sie die Sache nicht wieder verlernt hatte; denn sie kam niemals wieder. Vielleicht ist sie am Mittag verunglückt, als ein Schwarm ausgeflogen war, welchen ich dem Volke zurückgegeben hatte.

Resumé 19. Nr. 30 und 42, die vor ein paar Tagen schon öfters Composita besucht hatten, hatten diese jedoch heute wieder

vergessen und mußten sie von neuem kennen lernen. Die schon mehrmals beobachtete Verschiedenheit im Betragen der Bienen wurde bei Nr. 30 und 42 bestätigt gefunden. Nr. 42 besuchte künstliche Blüten viel leichter als Nr. 30. —

23. Juni. Ich finde Nr. 42 und 53 an der Arbeit. Neu markiert wird Nr. 62.

Mit zehn entkronten und einer intakten Blüte werden Versuche gemacht. Bei Bedeckung der zentralen geht Nr. 53 zur intakten Blüte, fliegt dann etwas umher und setzt sich auf dieselbe. Die entkronten werden dann am selben Orte gelassen, die intakte jedoch in einen anderen Topf gestellt. Nr. 53 findet nun die intakte fast sofort.

Die entkronten Blüten werden nun diesen Morgen fortwährend auf demselben Platz gelassen. Sie wurden auch nicht ein einziges Mal besucht.

Außer der intakten Blüte werden auch ein paar Composita in einen Topf gesetzt. Nr. 42 besucht sie beide[1]).

Nr. 53 ist bei Bedeckung der zentralen Blüten zuerst unruhig, fliegt nach der intakten Blüte und sodann nach verschiedenen Composita, zuerst jedoch immer nur für einen Augenblick; sie berührt zuweilen sogar das Herz, hält sich aber doch nicht auf. Am Ende setzt sie sich jedoch auf ein purpurrotes Compositum. Nr. 42 läßt sich schließlich auf ein gelbes Compositum nieder, das sie lange gemieden hat.

Eigentümlich ist, daß das Betragen von Nr. 42 wieder zuweilen unbegreiflich ist. Nach allem, was vorausgegangen war, würde man es kaum für möglich halten, daß sie sich bei einem folgenden Versuch der Reihe nach zu allen Composita und auch zu der intakten Blüte begibt und sich doch nirgends aufhält, auch dort nicht, wo reichlich Pollen zu sammeln wäre. Erst nach langem Umherfliegen setzt sie sich auf ein gelbes Compositum.

R e s u m é 20. Nachdem mit Nr. 42 schon sehr viel experimentiert worden war, zeigte sie plötzlich ein ganz unerwartetes und unerklärliches, aber auch wieder vorübergehendes Zögern. —

24. Juni. An der Arbeit sind Nr. 42 und 53. Neu markiert werden Nr. 63 und 64.

---

1) Hier steht ein Schreibfehler in meinem Notizbuch; wahrscheinlich wurde zuerst die intakte Blüte besucht, und dann die beiden Composita.

Es wird ein Versuch angestellt über die Art der Besuche bei entkronten Blüten, wenn dieselben so aufgestellt sind, daß sie gefunden werden mußten.

Experimentiert wird mit Nr. 42 und 53, die ich bis dahin keine künstlich entkronten Blüten besuchen sah.

Zehn entkronte, in nassen Sand gesteckte und fünf Kronblüten werden nebeneinander auf das zentrale Taburett gestellt. Nr. 53 und 42 besuchen beide Blütenarten, und zwar abwechselnd. Eigentümlich ist die Art, wie sie sich auf die entkronten setzen. Nr. 53 umfliegt zunächst die Blüten, dann setzt sie sich oben darauf; 42 dagegen setzt sich erst oben darauf und umkreist sie dann.

Sodann werden die zentralen intakten Blüten weggenommen. Nr. 42 besucht nun die entkronten dennoch, während sie gestern den ganzen Morgen die entkronten nicht besucht hatte. Heute hat sie dieselben also kennen gelernt.

Ich stelle nun sieben entkronte Blüten in denselben Topf, in dem Nr. 42 gestern die entkronten nicht gefunden hatte; es war dies der nordwestliche. Nach Bedeckung der zentralen Blüten fliegt dann Nr. 42 umher und findet die entkronten auch hier.

Nr. 53 findet nach einigem Umherfliegen gleichfalls zentral aufgestellte, entkronte Blüten, nachdem die intakten, welche sich daneben befunden hatten, weggenommen sind. Als die zentralen entkronten darauf bedeckt wurden, geht sie gleichfalls nach dem nordwestlichen Topf, setzt sich aber zunächst nicht, sondern fliegt umher und setzt sich dann auf die entkronten.

Die zehn entkronten werden nun in den südwestlichen Topf gesetzt. Bei Bedeckung der zentralen geht Nr. 42 sofort nach dem nordwestlichen, also nach dem alten Platz, fliegt darauf umher, jeden Augenblick wieder nach dem nordwestlichen Topf zurückkehrend, und findet zuletzt in dem südwestlichen die zehn entkronten.

Nachdem die zehn entkronten in den westlichen Topf gestellt sind, findet Nr. 42 dieselben nach langem Suchen, Nr. 53 nach kürzerem Suchen, jedoch nachdem erst wieder der nordwestliche besucht war.

Resumé 21. Mittels besonderer Versuchsanordnung gelingt es leicht die beiden Versuchsbienen 42 und 53 entkronte Blumen besuchen zu lassen; sie setzen sich dabei sofort oben auf dieselben und nehmen jene Haltung, die von Herrn Plateau für die aus-

schließliche angenommen wird[1]), gar nicht an. Zehn entkronte Blüten sehen sie schon in geringer Entfernung gar nicht, sie müssen sie fast berühren, um auf sie über zu gehen. Sehr deutlich zeigen sie auch ihr Ortsgedächtnis. —

26. Juni. Nr. 63 und 42 sind an der Arbeit.

Sieben entkronte Blüten werden zentral aufgestellt, alle anderen werden fortgeschafft, auch die halb geöffneten, und die auf der Erde liegenden Kronblätter.

Beide sind zuerst weg. Ich warte.

Jetzt kommt Nr. 63 angeflogen und sucht überall umher. Dann ist sie scheinbar wieder fort. Ich entblöße nun Kronblätter, die ich neben dem Feldchen auf einem Teller bereit habe. Nr. 63 kommt sofort auf dieselben; sie war also nicht wirklich fort, sondern noch in der Nähe.

Ich bedecke die Kronenblätter wieder. Nr. 63 sucht überall umher.

Nun kommt auch Nr. 42, welche die entkronten Blüten schon kennen gelernt und sie auch in peripherischen Töpfen schon mehrmals besucht hat. Sie geht ohne Zögerung nach den zentralen entkronten.

Ich halte nun einen Augenblick eine Kronblüte zentral. Sofort kommt Nr. 63 darauf, und als ich dann die Blüte wegziehe, geht sie auch auf die entkronten über.

Ich vertausche von den zentralen Blüten ein paar entkronte gegen frische und warte, um zu sehen, ob Nr. 63 sie auch jetzt nicht aus freien Stücken besuchen wird.

Erst kommt eine Biene, die sehr schnell hin- und herfliegt, so schnell, daß ich sie nicht erkennen kann. Dann kommt Nr. 42 wieder auf die entkronten Blüten, und zuletzt auch Nr. 63.

Resumé 22. Während Nr. 42, die schon früher entkronte Blüten kennen gelernt hatte, dieselben heute leicht auffindet, mußte Nr. 63, bei welcher dies noch nicht der Fall war, zuerst darauf gelockt werden, obgleich sie sich später als sehr klug herausstellen wird. —

27. Juni. An der Arbeit sind Nr. 63 und 42. Neu markiert wird Nr. 67.

Alles, was geöffnet ist, wird wieder weggenommen, auch halb geöffnete Blüten und auf der Erde liegende Kronenblätter.

---

1) a. a. O., p. 394.

Zentral werden sieben entkronte aufgestellt.

Nachdem alles fertig ist, kommt Nr. 63 sofort auf die entkronten Blüten. Sie setzt sich auf alle möglichen Manieren, fliegt darum herum, setzt sich oben darauf, hängt an einem Staubblatt.

Bei einem neuen Versuch kommen Nr. 42 und 63 sofort darauf.

Von Zeit zu Zeit lasse ich sie auch einen Teller mit Kronblättern besuchen, der sich etwas seitlich von den Pflanzen befindet.

Sodann wird probiert, ob die entkronten Blüten auch besucht werden, wenn sie in einem Klatschrosentopf aufgestellt werden, wie das ja am 24. Juni mit Nr. 42 schon versucht wurde. Alle entkronten wurden in ein Röhrchen gesteckt und in den nordwestlichen Topf gestellt; ihnen gegenüber, in den südöstlichen Topf, kommt eine intakte Blüte. Die zentral aufgestellten Blüten bleiben bedeckt.

Nr. 63 besucht dreimal hintereinander die intakte Blüte, welche nach jedem Besuch in einen anderen Topf gebracht wird. Die entkronten sieht sie offenbar nicht.

Sodann werden zwei Röhrchen mit entkronten Blüten verwendet, eines im nordwestlichen und eines im westlichen Topf. Bei Bedeckung der zentralen geht Nr. 42 nach der intakten Blüte, nacheinander an zwei verschiedenen Stellen, und Nr. 63, die inzwischen wiedergekommen ist, tut dasselbe. Bei erneuter Bedeckung der zentralen Blüten findet Nr. 63 am Ende auch die westlichen entkronten.

Nun wird wieder mit Nr. 42 experimentiert. Nachdem sie bei Bedeckung der zentralen Blüten lange umhergeflogen und ein paar Gegenstände in der Umgebung besucht hat, findet sie die beiden Röhrchen mit entkronten.

Nr. 63 aber, die zurückkommt und sie soeben schon besucht hatte, setzt sich sofort darauf.

Resumé 23. Entkronte Blüten in peripherer Stellung wurden gefunden, aber erst nach längerem Suchen, und zwar gilt letzteres nicht nur für Nr. 63, welche sie hier noch nicht besucht hatte, sondern auch für Nr. 42, welche sie dort am 24. Juni schon kennen gelernt hatte. —

28. Juni. An der Arbeit sind Nr. 42, 45, 51, 53 und 63. Neu markiert wird Nr. 68.

Ich stelle seitlich von dem Klatschrosenfeldchen eine intakte Blüte auf, und zentral sieben entkronte. Während ich die offenen Blüten wegnehme, gehen alle Besucher nach der Kronblüte. Dann

findet Nr. 53, die am 24. Juni schon auf entkronte Blüten gelockt worden war, die sieben zentralen, und setzt sich oben darauf. Sodann werden die sieben entkronten südöstlich gestellt, etwas tiefer wie gewöhnlich. Sie werden hier nicht besucht, obgleich vier Bienen ganz in die Nähe kommen.

Bei einem weiteren Versuch findet Nr. 42 die entkronten Blüten.

Jetzt wird versucht, ob die Versuchsbienen, auch nachdem sie entkronte Blüten gut kennen gelernt haben, diese letzteren besuchen, wenn zu gleicher Zeit eine intakte Blüte vorhanden ist. Nach Bedeckung der zentralen Blüten gehen aber Nr. 42, 53 und 63 nach der intakten.

Die sieben entkronten und eine intakte Blüte werden dann unmittelbar nebeneinander gestellt. Nr. 42 und 53 besuchen wieder die intakte Blüte. Dasselbe wiederholt sich noch ein paarmal, und dann erst findet Nr. 42, welche die meiste Erfahrung über entkronte Blüten hat, sie zum ersten Male wieder auf.

Resumé 24. Nachdem die Versuchsbienen auf die entkronten Blüten gelockt worden waren und dieselben mehrmals besucht hatten, werden die entkronten wieder zusammen mit einer intakten exponiert. Die Bienen besuchen nun aber mehrmals hintereinander die intakte Blüte. —

29. Juni. An der Arbeit sind Nr. 42, 63 und eine neue, die nicht markiert wurde.

Nordwestlich stelle ich sechs entkronte Blüten zentral, wie gewöhnlich, Kronblüten. Diese letzteren bleiben jedoch oft bedeckt, und dann wird oben auf den bedeckenden Topf eine entkronte Blüte gestellt; diese fällt sehr auf und wird also selbstverständlicherweise sehr leicht gefunden.

Nr. 63 kommt dann auch sofort darauf. Nachdem sie weggenommen worden war, fliegt die Biene unmittelbar nach den sechs entkronten. Wie wir sogleich sehen werden, war es jedoch wahrscheinlich ein Zufall, daß sie dieselben so schnell fand.

Die sechs entkronten werden nun südöstlich aufgestellt; im übrigen ist alles wie zu Anfang bei den heutigen Versuchen.

Nr. 42 und 63 fliegen beide nach der zentralen entkronten Blüte. Nachdem diese weggenommen worden war, fliegt Nr. 63 weg. Nr. 42 fliegt lange umher, jeden Augenblick nach dem Zentrum zurückkehrend; sie inspiziert mehrere Pflanzen, und als sie diese bis auf eine besucht hatte, findet sie die entkronten.

Wiederholung. Die entkronten stehen im Nordosten.

Nr. 63 kommt sofort auf zwei zentrale Blüten. Nachdem diese fortgenommen worden waren, suchte sie überall herum, findet aber die entkronten nicht. Immerfort kommt sie wieder zu dem Zentrum zurück.

Die entkronten Blüten werden im Westen aufgestellt. Ein paar Male geht Nr. 63 dahin, ohne sich zu setzen, dann fängt sie wieder an die Pflanzen abzusuchen, und findet am Ende die entkronten.

Die entkronten Blüten im Südwesten. Nr. 42 fängt an die Pflanzen zu besuchen. Nachdem sie jedoch ein paar Exemplare beflogen hat, geht sie wieder zu den zentralen Blüten. Diese werden weggenommen. Nach langem Suchen, jeden Augenblick nach dem Zentrum zurückkehrend, findet sie dann die entkronten.

Die entkronten Blüten werden im Osten aufgestellt. Nr. 63 kommt sofort auf eine zentrale entkronte. Nachdem diese fortgenommen worden ist, findet sie die sechs peripherischen nach drei Minuten.

Weder Nr. 63 noch Nr. 42 kommen bei ihrem Suchen jemals wieder zu den künstlichen Blüten, die immer auf der Erde in einem offenen Kistchen bereit stehen. Zum großen Teil liegt dies wohl an der ungewohnten Stelle, die wenigstens Nr. 42 wieder vergessen zu haben scheint; denn am 22. Juni hatte sie die Papierblüten dort mehrmals besucht. Daß sie aber diese Papierblüten doch nicht ganz vergessen hat, zeigt sich, als eine derselben mit echtem Herzen in den südöstlichen Topf gestellt wird. Sie findet sie dort bald; Nr. 63 aber, mit welcher noch keine Versuche an Composita gemacht worden waren, findet dieselben viel schwieriger. Dennoch geht sie ohne weitere Lockmittel darauf über, jedoch erst nach vier Minuten, und nachdem sie wiederholt in unmittelbarer Nähe gewesen war, ohne daß sie dem Compositum irgend welche Beachtung geschenkt hätte.

Resumé 25. Die Versuche vom 21. Juni beweisen, daß die entkronten Blüten auch an diesem Tage noch schwierig gefunden wurden. Die Versuchsbienen Nr. 42 und 63, welche sie schon häufig besucht hatten, mußten heute fast immer noch lange suchen, bevor sie dieselben auffanden. —

Allgemeine Resultate über die Klatschrose.

Markiert wurden 27 Bienen, von welchen 13 zurückkehrten, und 5 als Versuchstiere dienten.

Diese zeigten in hohem Grade ihr Ortsgedächtnis. Aus freien Stücken fanden sie entkronte Blüten, wenn sie nicht ganz auffällig aufgestellt worden waren, entweder gar nicht oder augenscheinlich nur durch Zufall. Wenn sie jedoch einmal darauf gelockt worden waren, fanden sie sie später bedeutend leichter; jedoch kehrten sie oft wieder nach dem Ort zurück, wo die Blüten vorher gestanden hatten.

Auch künstliche, mit echtem Herzen versehene Blüten wurden nicht leicht besucht, jedoch wieder relativ oft, wenn die Bienen darauf gelockt worden waren. Auch hier war es häufig in erster Linie die Stelle, nach der sie zurückkehrten. Es fanden sich bei den Versuchsbienen deutliche individuelle Verschiedenheiten.

Einige allgemeine Resultate der Versuche mit Bienen.

Bienen werden ohne Zweifel von der Krone des *Pelargonium* und der Klatschrose angelockt. Sehr unwahrscheinlich ist es, daß ein spezieller Duft das Lockmittel dieses Organes bildet. Weil auch ein einziges Kronblättchen und eine entkelchte Knospe deutlich anziehend wirken, kann es auch nicht die Blütenform sein, welche diese Wirkung ausübt. Es ist also nicht einzusehen, was anders übrigbleiben sollte, als die Farbe, die sich also auch für das Bienenauge gegen die Umgebung stark abheben muß, obgleich es natürlich nicht zu sagen ist, wie die Bienen die Farbe sehen, die wir rot nennen. Übrigens kann natürlich auch kein Mensch einem anderen mitteilen, wie er eine bestimmte Farbe sieht.

Nebenbei zeigten die Bienen auch in hohem Grade ihr Ortsgedächtnis, ihre Erinnerung an Stellen, die besonders eines Besuches würdig waren. Kleine Honigquantitäten wurden jedoch relativ wenig anlockend gefunden, sodaß in einiger Entfernung eine einzige Blütenkrone gewiß ein viel stärkeres Lockvermögen hat, wie ein Honigquantum, das viel größer ist, als in einer Blüte jemals gefunden wird. Wenn sich an solchen, eines Besuches besonders würdigen Stellen nicht ein Gegenstand befand, den die Bienen unter natürlichen Umständen regelmäßig antreffen (mit Honig versehene *Pelargonium*-Blüten, entkronte, reichlich pollentragende Klatschrosenblüten, letztere mit einer Papierkrone), dann mußten die Insekten zuerst darauf gelockt werden. Natürlich ist es sehr wohl denkbar, sogar wahrscheinlich, daß bei längerer Dauer der Versuche gelegentlich solch ein Gegenstand auch spontan aufgefunden worden wäre.

Es zeigte sich, daß häufig dasselbe Blumenbeet von denselben Bienen besucht wurde. Solche einmal eingeflogene Habitués sind zuweilen in ihren Besuchen sehr beharrlich.

Daß eine Biene andere mitbrachte, wurde bei dem *Pelargonium* kaum beobachtet. Die Klatschrose wurde fast jeden Tag auch von neuen Exemplaren besucht; diese konnten aber auch sehr wohl das Beet spontan aufgefunden haben.

Die Versuchsbienen zeigten deutliche individuelle Verschiedenheiten darin, daß das eine Exemplar intelligenter war wie das andere, und auch in seinen Besuchen mehr Ausdauer zeigte.

Die Bienen, welche das erste Mal die entkronten Blüten besuchten, setzten sich anfangs oben auf dieselben oder umflogen die Blüten. Später hängten sie sich auch an ein Staubblatt. Es wurde hier also dieselbe Verschiedenheit wie früher beobachtet.

Wageningen, März 1906.

Nachtrag.

Im Frühjahr 1906 wurden noch mehrere Versuche angestellt; so wiederholte ich u. a. mit einiger Abänderung die Spiegelversuche Plateaus (Bruxelles 1905). Meine Resultate decken sich jedoch nicht mit denen des genannten Autors. Ich sah mehrmals Bienen nach dem Glas zufliegen. Ich fand jedoch die Versuchsanordnung sehr wenig bequem, und zog es vor, Buketts unter einer Glasglocke aufzustellen, die entweder unten mit Wasserverschluß versehen war, oder bei welcher unten eine leichte Kommunikation der Innen- und Außenluft möglich war. Als diese Glocken an jedesmal gewechselten Stellen in Konkurrenz gebracht wurden, wurde kein deutlicher Unterschied in bezug auf das Lockvermögen gefunden. Wurde jedoch eine der ersterwähnten, Blüten bedeckenden Glocken in Konkurrenz gestellt mit einer leeren Glocke, dann war der Unterschied sehr groß. Letztere wurde nicht, oder fast nicht besucht. Die Schlußfolge ist einleuchtend.

Die Symmetrieverhältnisse und Wachstumsrichtungen einiger Laubmoose.

Von

B. Němec.

Mit 33 Textfiguren.

Für die Untersuchungen über die Abhängigkeit der Symmetrieverhältnisse von äußeren Faktoren und über die Wachstumsrichtungen bieten die Laubmoose ein ausgezeichnetes Material, nicht nur was die ungeheuere Mannigfaltigkeit ihrer Beschaffenheit betrifft, sondern auch in bezug auf die Bequemlichkeit des Studiums. Denn es handelt sich um ziemlich kleine und sehr genügsame Pflanzen, auch ist das Material meist sehr leicht in Fülle zu haben. Gegen diese Vorteile sind auch einige nachteilige Eigenschaften der Moose anzuführen. Das ist zunächst die Schwierigkeit, in den Versuchen die natürlichen Verhältnisse, unter denen die Moose wachsen, nachzuahmen. Sie erfordern einen ganz bestimmten Grad von Feuchtigkeit, eine bestimmte, ziemlich niedrige Temperatur und eine bestimmte Beleuchtungsstärke. Diese Faktoren sind jedoch bei der Kultur der Moose im Gewächshause oder im Institute ziemlich schwer zu regulieren, sodaß die Moose in der Kultur von den in der Natur wachsenden Pflanzen in einigen Einzelheiten abweichend gestaltet sind.

Wir müssen jedoch die Verhältnisse, unter denen die Moose in der Natur wachsen, bloß als einen Spezialfall von den zahllosen möglichen Kombinationen von äußeren Faktoren betrachten. Und da das Ziel der Wachstumsphysiologie in erster Linie in der Erforschung der Abhängigkeit des Wachstums von äußeren Faktoren überhaupt besteht, so hat es keine prinzipielle Bedeutung, ob sich die Verhältnisse, unter denen wir das Verhalten der Moose untersuchen, den natürlichen mehr oder weniger nähern (vgl. die Ausführungen von Klebs 1903, p. 23).

Seit mehreren Jahren beschäftigt mich das Studium der Abhängigkeit der Gestaltungsvorgänge sowie der Wachstumsrichtungen der Moose von äußeren Faktoren. Ich habe über die Resultate dieser Untersuchungen bisher bloß eine kurze vorläufige Mitteilung veröffentlicht (Němec, 1904). Die vorliegende Arbeit ist die erste ausführlichere Darstellung meiner Experimente. Und zwar behandelt dieselbe zunächst eine bilaterale — oder scheinbar bilaterale Form *(Fissidens)* und weiter eine orthotrope dorsiventrale Art *(Dicranum)*. Ich habe aus den von mir untersuchten Arten eben diese Formen herausgegriffen, weil es sich bei ihnen um ziemlich einfache Verhältnisse handelt, die eine willkommene Basis für spätere Mitteilungen über die komplizierten Formen, wie es die verschiedenen Arten von *Hypnum*, *Thuidium*, *Hylocomium*, *Neckera* usw. bilden werden.

In allen Versuchen wurden die Pflanzen in geschlossenen Glasdosen oder unter Glasglocken auf nassem Sand oder auf durchfeuchteten Torfplatten kultiviert. Der Sand oder die Torfplatten wurden entweder mit Leitungswasser oder mit verdünnter Knopscher Nährlösung, später auch mit der von Treboux (1905, p. 399) benutzten Nährflüssigkeit durchfeuchtet. Die Kulturen wurden meist nahe ans Fenster gestellt, so daß sie nicht von einem aus lauter parallelen Strahlen bestehenden Licht getroffen wurden. Sonst wurden die Pflanzen in große Zinkgefäße gestellt, welche nur eine offene Seite besaßen, durch welche das Licht eindringen konnte. Die Stammkulturen wurden im kalten Glashause gehalten.

Den Versuchen mit *Fissidens* sowie ihrer Diskussion wurde deshalb ein ziemlich großer Raum gewidmet, weil hier wichtige Fragen, besonders über die Reaktionen am Klinostaten besprochen werden mußten, was als Substrat für künftige Erläuterungen der Reaktionen anderer dorsiventraler Laubmoose dienen kann.

I. *Fissidens.*

Die Versuche wurden mit 3 Arten ausgeführt und zwar mit *Fissidens decipiens*, mit der verwandten Art *F. adiantoides* und mit *F. taxifolius.*

Die Arten der Gattung *Fissidens* gehören zu den sog. bilateralen Moosen (Goebel, 1898, p. 54, 357). Sie lassen eine vordere und eine hintere fast gleiche und eine rechte und linke gleiche Seite unterscheiden. Ihre Sprosse sind von zwei gegenüberliegenden

Seiten abgeflacht, die Blattstellung ist zweizeilig, die Terminalzellen sind (obzwar nicht immer von Anfang an) zweischneidig. Die Blätter bestehen aus einer Scheide, welche auf ihrer Unterseite — ähnlich wie ein *Iris*-Blatt — einen flügelförmigen Fortsatz trägt (vgl. Goebel, 1898, p. 359, 524). Da mit Ausnahme von *F. bryoïdes* die Seitenzweige anfangs eine dreiseitig-pyramidale Scheitelzelle besitzen, so lag es nahe, anzunehmen, daß der Übergang zur zweischneidigen Scheitelzelle durch die Lichtwirkung bedingt wird. Diese Annahme findet man bei Hofmeister ausgedrückt (1867, S. 192, 1868, S. 515, 628). Doch hat Goebel (1898, p. 203) nachgewiesen, daß dem nicht so ist. Der Übergang aus der radiären in die bilaterale Struktur erfolgt nach seinen Versuchen nicht mehr unter dem Einfluß des Lichtes, er hat vielmehr einen erblichen Charakter angenommen. Goebel (1898, S. 359) meint jedoch, daß wir annehmen dürfen, daß dieser Übergang ursprünglich durch Lichtwirkung veranlaßt war.

In der Natur wachsen die Arten dieser Gattung entweder mehr vereinzelt oder bilden zusammenhängende Rasen. Ihre Sprosse stehen entweder aufrecht oder sind schräg orientiert, zuweilen auch ein wenig herabgekrümmt. *F. taxifolius* hat meistens kriechende Sprosse.

Über die durch das Licht verursachten Wachstumskrümmungen von *Fissidens* finden wir schon bei Hofmeister (1867, p. 942) Angaben. Er findet, daß die Sprosse von *F. bryoïdes* negativ heliotropisch sind, minder energisch jedoch als jene von *Schistostega*. Über dieses Moos berichtet er, daß das Gewebe seines Stengels und der Blattbasen einen höchst energischen negativen Heliotropismus besizt. „Er krümmt sich konvex gegen die Richtung der intensivsten Beleuchtung.“ Es handelt sich da, wie wir später sehen werden, um eine plagiophototropische Reaktion. An anderer Stelle zählt Hofmeister (1867, p. 295) *Fissidens* unter jene Moose, deren Dorsiventralität nicht umkehrbar ist.

Eingehendere Angaben über die Orientierung von *Fissidens* finden wir bei Sachs (1879, p. 255). Er hat zunächst *F. adiantoides* untersucht. In der Natur wuchs es an steilen Grabenwänden schief abwärts, wobei die eine flache Seite des Laubes abwärts, die andere aufwärts gekehrt war. Die Sporogone waren orthotrop, negativ geotropisch. „Bei der Kultur auf sehr abschüssigem Boden vor dem Fenster gelang es mir jedoch noch nicht, diese Stellung der Pflänzchen zu erzielen, sie standen vielmehr schief aufwärts, fast

rechtwinklig auf dem schiefen Substrat; doch waren diese Kulturen nicht sehr kräftig." *F. taxifolius* wuchs in einem an einer Seite mit einer Öffnung versehenen Zinkkasten beinahe senkrecht aufwärts, nur schwach rückwärts geneigt, wobei die eine flache Seite dem Licht zugekehrt war, die andere zum Schatten. Sachs schließt diese Mitteilung über *Fissidens* mit nachfolgenden Worten: „In der Hauptsache verhält sich *Fissidens* also wie ein *Marchantia*-Sproß; es scheint aber das Größenverhältnis zwischen negativem Heliotropismus (oder Epinastie der Lichtseite) und negativem Geotropismus ein anderes zu sein —". Vgl. auch Correns 1899, p. 395.

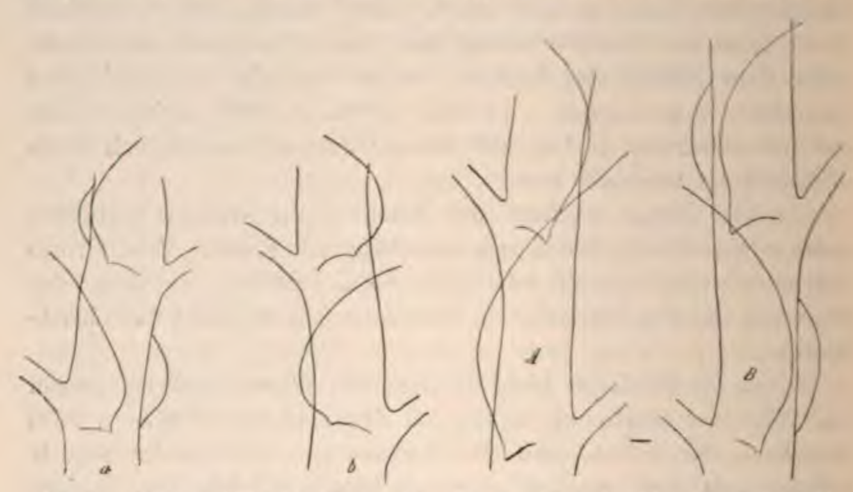


Fig. 1. Ventrale (*a*) und dorsale (*b*) Seite eines aus der Natur gebrachten Stämmchens von *Fissidens adiantoides*. Vergr. 12 : 1.

Fig. 2. Ventrale (*B*) und dorsale (*A*) Seite eines ein Jahr im Institut an einseitigem Licht kultivierten Stämmchens von *Fissidens adiantoides*. Vergr. 12 : 1.

Es fragt sich zunächst, ob *Fissidens* tatsächlich bilateral ist. Der Stengel zeigt keine Dorsiventralität im Bau oder in seiner Form, dagegen ist eine solche an den Blättern nicht schwer festzustellen. Wie schon hervorgehoben, besitzt *Fissidens* reitende Blätter, deren eigentliche Spreite als Scheide den Stengel umfaßt und an ihrer Unterseite längs der Rippe in der Mediane einen spreitenförmigen Fortsatz, die sog. abnorme Spreite trägt (vgl. Limpricht 1890, p. 422). Wie Limpricht (a. a. O.) hervorhebt, sind die beiden Scheidenhälften „ungleich ausgebildet, die kleinere (meist an der Schattenseite liegende) nach der Spitze zu in der Fläche der größeren endend — —".

F. adiantoides zeigt immer, auch wenn es an sehr hellen Standorten wächst, diese Differenzen in der Größe der beiden Scheidenhälften. Betrachtet man die Stämmchen von der Fläche, so sieht man, daß an der stärker beleuchteten Seite die Scheide deutlich und immer über den Rand des Stengels reicht (Fig. 1 *b*), hingegen erreicht der Rand der Scheide an der beschatteten Seite fast nie den Rand des Stengels (Fig. 1 *a*). Bei der Kultur in einseitig auffallendem Licht (die Beleuchtung muß jedoch noch so stark sein, daß eine diaheliotropische Orientation des Stämmchens ausgelöst wird) werden die Unterschiede zwischen der beleuchteten und beschatteten Seite noch auffallender. In den Figuren 2 *a* und 2 *b* ist die beleuchtete und beschattete Seite zweier Blattscheiden von einem Stämmchen dargestellt, welches ein Jahr im Institut bei einseitiger Beleuchtung kultiviert wurde. Man sieht, daß die Unterschiede stark ausgeprägt sind.

Weniger auffallend sind diese Unterschiede bei der zweiten von mir untersuchten Art, nämlich bei *F. decipiens.* Man findet in der Natur Pflanzen, wo die beiden Scheidenhälften nahezu gleich groß sind. Soweit meine Erfahrungen reichen, war dies immer dann der Fall, wenn die Pflanzen schräg aufwärts bei diffuser Beleuchtung wuchsen, wobei sie von keiner Seite von einem besonders starken Licht dauernd getroffen wurden. Wie aus der Fig. 4 *a* (Lichtseite) und 4 *b* (Schattenseite) hervorgeht, können dann die Unterschiede recht gering oder überhaupt nicht feststellbar sein. Wurden solche Pflanzen im Institut bei einseitiger Beleuchtung kultiviert, so erschienen an den Zuwächsen die Unterschiede zwischen der beleuchteten und beschatteten Seite stärker ausgeprägt. Ganz deutlich sind diese Unterschiede auch bei *F. taxifolius,* wie das aus den Fig. 3 *a* und 3 *b* zu ersehen ist.



Fig. 3. Ventrale (*B*) und dorsale (*A*) Seite eines in der Natur erwachsenen Stämmchens von *Fissidens taxifolius.* Vergr. 12 : 1.

Es muß ausdrücklich hervorgehoben werden, daß die größere Scheidenhälfte immer die stärker beleuchtete, die kleinere die beschattete war. Man kann demnach bei Pflanzen, welche bei ein-

seitiger stärkerer Beleuchtung wachsen, eigentlich nicht von einer Bilateralität sprechen, vielmehr hat man es hier mit einer dorsiventralen Pflanze zu tun, wenn auch die Dorsiventralität schwach ausgeprägt ist. Ich werde daher im weiteren die dem Lichte zugekehrte Seite der Stämmchen als Dorsalseite, die beschattete als Ventralseite bezeichnen.

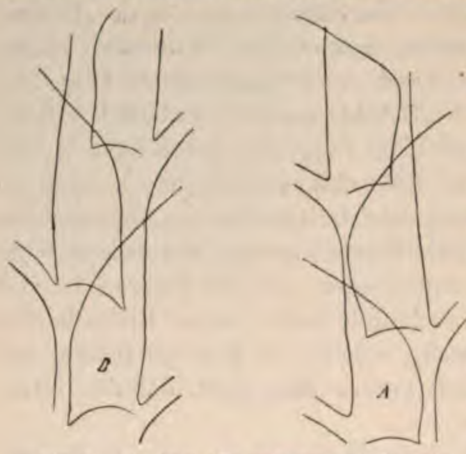


Fig. 4. Ventrale (*B*) und dorsale (*A*) Seite eines längere Zeit im Institut bei einseitiger Beleuchtung kultivierten Stämmchens von *Fissidens decipiens*. Vergr. 12 : 1.

Ich habe es versucht, diese Dorsiventralität auch physiologisch festzustellen. Es wurden nämlich bei einseitiger Beleuchtung wachsende Pflanzen ins Dunkel auf feuchten Sand horizontal gelegt und zwar einerseits mit der Dorsalseite, anderseits mit der Ventralseite nach oben, um zu erfahren, ob sich in der Art der eventuellen geotropischen Reaktion irgend welche Unterschiede herausstellen würden.

Versuch 1. Aus der Natur gebrachte, deutlich dorsiventral gebaute Pflanzen von *F. decipiens* wurden am 26. 6. 1903 im Dunkeln horizontal gelegt. Am 29. 6. sind die mit der Ventralseite nach oben gelegten Individuen deutlich (etwa um 30°) nach oben gekrümmt, die in umgekehrter Lage befindlichen Exemplare noch gerade.

Versuch 2. Etwa 1 cm lange Stämmchen von Pflanzen von *F. adiantoides*, welche seit Dezember 1904 im Institut bei einseitiger Beleuchtung kultiviert wurden, wurden am 2. 3. 1905 ins Dunkel in die zwei oben präzisierten Lagen horizontal gelegt. Am 4. 3. ist keine Krümmung zu beobachten, am 11. 3. sind die mit der Dorsalseite nach oben gelegten Pflanzen an ihrem Ende schwach (etwa um 40°), die anderen stärker (im Mittel um 80°) aufwärts gekrümmt. An den Pflanzen sind reichlich ziemlich starke, nicht verzweigte Rhizoiden entstanden, welche von der Pflanze in einem flachen Bogen vertikal aufwärts wachsen. Die Krümmung der Pflanzen hat im weiteren nur bei den mit der Ventralseite nach oben gelegten Pflanzen zugenommen, sie erreichten am 21. 3. die Vertikale. Sie zeigten kein weiteres Wachstum, obzwar sie sich im Dunkeln bis zum 13. 3. 1906 befanden.

Versuch 3. Ein ähnlicher Versuch wurde am 4. 3. 1905 mit aus der Natur gebrachten Pflanzen von *F. decipiens* angestellt. Am 11. 3. sind dieselben schwach nach oben gekrümmt, die mit der Ventralseite nach unten gekehrten Pflanzen stärker. Alle Individuen hatten zahlreiche negativ geotropisch wachsende Rhizoiden gebildet. 21. 3. 1905 sind die mit der Ventralseite nach oben gekehrten Pflanzen an ihrem Ende bloß etwa um 50° nach oben gekrümmt, die anderen etwa um 25°. Im weiteren wurde weder eine

Zunahme der Krümmung noch ein weiteres Wachstum beobachtet. Diese Pflanzen sowie jene aus dem vorigen Versuch mit *F. adiantoides* wurden am 13. 3. 1906 ans Licht gebracht. Sie wurden dicht an ein nach Westen gekehrtes Fenster gestellt, vor direktem Sonnenlicht durch einen weißen Mattschirm geschützt. Am 4. 4. ist bei einem Stämmchen von *F. adiantoides* ein Wachstum der ursprünglichen Spitze zu beobachten, ein anderes besitzt an der Basis einen wachsenden Seitenzweig. Am 6. 4. wachsen mehrere Stammspitzen, auch sind zahlreiche Seitenzweige im Wachstum begriffen. Die Zuwächse sind ursprünglich positiv heliotropisch orientiert. Am 9. 4. stellen sich die längeren neu heranwachsenden Stämmchen senkrecht zum Licht, am 13. 4. sind die zugewachsenen Zweige oder Stämmchenteile 2,5 – 4,5 mm lang und ihre Endteile stehen diaheliotropisch. Bei *F. decipiens* erschienen an 8 Pflanzen am 4. 4. $^1/_2$ mm lange Seitenzweige. Die ursprünglichen Stammspitzen wuchsen hier nicht. Auch hier wuchsen die Seitenzweige zunächst positiv heliotropisch, später nahmen sie eine diaheliotropische Lage ein. Die Zuwächse waren etwa gleich groß wie bei *F. adiantoides*. (Correns 1899, p. 395).

Aus diesen Versuchen ist zu ersehen, daß die Pflanzen im Dunkeln geotropisch zu reagieren vermögen, daß es jedoch keineswegs gleichgültig ist, ob die ventrale oder die dorsale Seite nach oben zu liegen kommt. Im ersteren Fall geht die Reaktion viel schneller vor sich. Die Pflanzen sind daher auch physiologisch dorsiventral. In den bisher angeführten Versuchen ist jedoch die Reaktion meist unvollständig geblieben, denn die Pflanzen stellten ziemlich früh ihr Wachstum ein, obzwar sie nicht abgestorben waren. Das beweist der Umstand, daß selbst ein ganzes Jahr im Dunkeln verbliebene Pflanzen sich am Licht noch als wachstumsfähig erwiesen.

Indess kann die geringe und kurz andauernde Wachstumsfähigkeit den Pflanzen nicht unter allen Umständen eigen sein. Denn Goebel (1898, p. 203) spricht von Seitensprossen von *F. adiantoides*, welche im Dunkeln ausgetrieben sind. In meinen Versuchen, welche zu verschiedenen Jahreszeiten angestellt wurden, ist es mir nur zweimal gelungen, ein länger andauerndes Wachstum von *F. decipiens* zu beobachten.

Versuch 4. Aus der Natur gebrachte Pflanzen von *F. decipiens* wurden am 23. 11. 1904 (und zwar abgeschnittene Stämmchen etwa 1 cm lang) ins Dunkel gestellt und zwar a) in eine Temperatur von 18 – 21° C., b) in eine solche von 6—10° C. Am 31. 11. ist bei beiderlei Pflanzen noch keine Aufwärtskrümmung zu sehen. Aber die Pflanzen a) besitzen zahlreiche 1—2 mm lange, negativ geotropisch gekrümmte Rhizoiden. Am 15. 1. 1905 sind alle Pflanzen deutlich nach oben gekrümmt, einige von den bei 18—21° C. wachsenden Pflanzen wachsen vertikal aufwärts, wobei der Zuwachs schon 2—2,5 mm beträgt. Ebenso wachsen die Rhizoiden aufwärts, sie sind schon 3—4 mm lang. Die bei niedriger Temperatur (6 – 10° C.) wachsenden Pflanzen sind schwächer nach oben gekrümmt, keine wächst vertikal aufwärts, die negativ geotropischen Rhizoiden sind in spärlicher Anzahl vorhanden und nur 1—1,5 mm lang.

Reaktion aller Pflanzen, welche sich abwärts krümmen sollten, bedeutend verlangsamt. Ja es reagieren einige Pflanzen, zB. jene, welche sich in der Lage *c* (Dorsalseite beleuchtet, Spitze von der Lichtquelle abgekehrt) befinden, gegen den heliotropischen Reiz, da sie sich schwach geotropisch aufwärts krümmen. Ebenso kann der Umstand, daß sich Pflanzen aus der Lage *a* (Dorsalseite zum Licht, die Spitze zur Lichtquelle gekehrt) bei Beleuchtung von unten stärker nach oben krümmen, als die nur sehr selten bei Pflanzen, die sich in ähnlicher Lage befinden, aber von oben beleuchtet werden, auftretende Abwärtskrümmung ist, so gedeutet werden, daß bei den von unten beleuchteten Pflanzen die Krümmung durch den geotropischen Reiz unterstützt, bei den von oben beleuchteten dagegen gehemmt wird. Man kann allgemein feststellen, daß jede Reaktion, bei der sich die Spitze des *Fissidens*-Stämmchens abwärts bewegen soll, langsamer vor sich geht, als eine in entgegengesetzter Richtung stattfindende Bewegung.

Kann vielleicht hieraus geschlossen werden, daß die Pflanzen am Licht nicht homalotrop sind, d. h. daß ihre Ruhelage nicht horizontal ist? Hätte man nur die bisher diskutierten Tatsachen zur Disposition, so wäre wohl ein solcher Schluß nicht zulässig. Czapek (1895 a) hat ja bewiesen, daß es für die Geschwindigkeit der Krümmungsreaktion bei plagiotropen Organen nicht gleichgültig ist, ob das Organ aus seiner Ruhelage nach oben oder nach unten verschoben wurde. Wir haben in meinem Institute speziell nachweisen können (Spizar 1905), daß sich die horizontal wachsenden Ausläufer von *Ranunculus repens* schneller krümmen, wenn sie sich in der Richtung nach oben bewegen müssen, um ihre Ruhelage wieder zu erreichen, als in der entgegengesetzten Richtung. Und zwar gilt dies auch für den Fall, daß sich die Pflanzen im Dunkeln befinden, denn bei *Ranunculus repens* wird der Diageotropismus nicht umgestimmt.

Analog könnte es sich auch mit *Fissidens* verhalten. Die Stämmchen könnten zwar homalotrop geotropisch sein, aber die Reaktionen, wo sich die Spitze abwärts bewegen muß, könnten langsamer vor sich gehen als jene, die in umgekehrter Richtung geschehen.

Dennoch kann man bei Berücksichtigung aller Versuche die *Fissidens*-Stämmchen nicht für homalotrop geotropisch erklären. Dagegen spricht ja deutlich der Umstand, daß in zahlreichen Versuchen die Pflanzen aus der Lage *a* eine Krümmung nach oben

erfahren, wenn zwar diese Krümmung meist etwa 40° nicht übersteigt. Heliotropisch kann diese Krümmung, wie wir sehen werden, nicht sein, es kann sich auch um keine hyponastische Krümmung handeln, denn weder am Klinostaten, noch im Dunkeln tritt eine solche auf. Es kann sich also nur um eine geotropische Aufwärtskrümmung handeln, welche die heliotropische Reizung überwunden hat. Doch läßt sich nicht entscheiden, ob dies auf einen negativen (orthotropen) Geotropismus oder auf eine negative Klinotropie hinweist. Jedenfalls befinden sich die *Fissidens*-Stämmchen nicht in der geotropischen Ruhelage, wenn sie horizontal (mit der Dorsalseite nach oben) liegen.

Der Versuch, wo *Fissidens*-Stämmchen am Licht am Klinostaten mit vertikaler Achse vertikal aufwärts wachsen, könnte uns zur Annahme verleiten, daß sie auch am Licht orthotrop, negativ geotropisch sind. Das muß aber keineswegs der Fall sein. Denn diese Pflanzen werden am Klinostaten bilateral und eben mit dem Verlust der morphologischen Dorsiventralität könnte auch der Verlust des eventuellen Plagiotropismus verbunden sein. Und wenn Pflanzen, welche mit der Dorsalseite nach oben auf einem Klinostaten mit vertikaler Achse rotierten, schräg nach oben wachsen, so muß dies keineswegs auf ihren Plagiogeotropismus hinweisen. Es könnte sich da um eine aus der Kombination der geotropischen und heliotropischen Reizung resultierende Orientation handeln. Der Geotropismus wird die Pflanze zur Aufwärtskrümmung zwingen, der Diaheliotropismus, der am Klinostaten keineswegs ausgeschlossen ist, wird gegen eine völlige Vertikalstellung arbeiten.

Es muß jedoch hervorgehoben werden, daß in den meisten Fällen der Geotropismus das Erreichen der heliotropischen Ruhelage nicht beeinträchtigen kann. Er verzögert nur die Reaktion, so daß man in den meisten Fällen schließlich alle Pflanzen in derselben heliotropischen Ruhelage antrifft. Wohl bewirkt er aber häufig, daß dieselbe nicht auf dem kürzesten Wege erreicht wird.

Ich will nun die typischen heliotropischen Reaktionen besprechen. Zunächst muß zwischen dem Verhalten der stark und schwach beleuchteten Pflanzen unterschieden werden. Bei starker Beleuchtung verhalten sich die Pflanzen wie diaheliotropische Organe. Sie stellen ihre dorsale breite Fläche senkrecht auf das stärkste einfallende Licht. Diese Lage erreichen sie nicht immer durch bloße Krümmung, sondern häufig auch mit Hilfe einer Torsion.

Allerdings sind die Stämmchen nicht radiär, sondern dorsi-

ventral. Erstens befinden sie sich in der Ruhelage, nur wenn eine ihrer breiten Blattflächen beleuchtet wird. Anderseits ist zu beobachten, daß eine stärkere Reaktion ausgelöst wird, wenn die Ventralseite beleuchtet wird, als wenn die Dorsalseite zum Lichte gekehrt ist. Das ist besonders auffallend, wenn man die Reaktionen (Versuch 8) der Stämmchen in der Lage *c* und *d* vergleicht. Diese 2 Fälle unterscheiden sich darin, daß in der Lage *c* die Dorsalseite, in der Lage *d* die Ventralseite vom Licht getroffen wird. Die Reaktion der in der Lage *d* befindlichen Pflanzen tritt früher auf, auch ist sie kräftiger. Dasselbe erscheint beim Vergleiche der Reaktionen, welche die Pflanzen in der Lage *a* und *b* bei Beleuchtung von oben aufweisen. Wären die Pflanzen bilateral, d. h. wäre es gleichgültig, welche breite Blattfläche dem Licht zugekehrt ist, so müßten die heliotropischen Reaktionen in der Lage *a* und *b*, anderseits in der Lage *c* und *d* gleich energisch sein. Aber es darf nicht vergessen werden, daß es sich nicht um eine einfache heliotropische Reaktion handelt, es wirkt ja auch der Geotropismus mit. Und wie wir gesehen haben, reagieren Pflanzen, welche horizontal mit der Ventralseite nach oben gelegt wurden, kräftiger als die mit der Dorsalseite nach oben gekehrten Individuen. Es reagieren zwar auch am Klinostaten mit horizontaler Achse vertikal mit der Ventralseite zum Licht gekehrte Pflanzen kräftiger als die umgekehrt gelegten Stämmchen. Aber auch unter diesen Bedingungen ist eine geotropische Reaktion nicht ausgeschlossen und es beweist dieser Versuch nur, daß eine dauernd einseitige Schwerkraftwirkung nicht nötig ist, wenn solche Differenzen in der Reaktionsgröße ausgelöst werden sollen.

Als ein untrügliches Zeichen der Dorsiventralität der *Fissidens*-Stämmchen können die Torsionen gelten, welche die Stämmchen in der Lage *a* aufweisen, ebenso jene, die bei Pflanzen zu beobachten waren, welche parallel zum Licht orientiert waren (Versuch 13). Da hat es sich fast immer darum gehandelt, die ursprüngliche Dorsalseite ans Licht zu bringen. Aber häufig (Versuch 9, 10) wird überhaupt keine solche Reaktion ausgelöst, es tritt eine Krümmung ein, welche die Ventralseite ans Licht bringt, diese wird dann zur Dorsalseite und die Pflanze findet ihre Ruhelage, wenn diese neue Dorsalseite (d. h. die ursprüngliche Ventralseite) senkrecht von den stärksten Lichtstrahlen getroffen wird. Im allgemeinen kann man das heliotropische Verhalten der *Fissidens*-Stämmchen so charakterisieren: bei ihrer Verschiebung aus der Ruhelage wird

zunächst entweder eine Reaktion ausgelöst, welche die ursprüngliche Dorsalseite senkrecht zum Licht zu stellen versucht. Dies geschieht besonders dann, wenn die heliotropische Krümmung, durch welche die Ruhelage wieder erreicht werden soll, nicht die ursprüngliche Ventralseite in stärkere Beleuchtung bringt als die Dorsalseite und wenn dieselbe gegen die geotropische Reizung vor sich gehen muß. Im anderen Falle wird während der Krümmung die Ventralseite zur Dorsalseite und die Ruhelage wird im Sinne dieser neuen Dorsiventralität erreicht.

Es wird nach diesen allgemeinen Betrachtungen nicht ohne Interesse sein, speziell zu erklären, welche Faktoren an den einzelnen Reaktionen, die in den Lagen $a-h$ ausgelöst werden, beteiligt sind. Aus der Lage a krümmen sich die Pflanzen meist schwach nach oben und es kann sich dabei bloß um eine geotropische Reaktion handeln, denn die heliotropische Reaktion müßte eben in entgegengesetzter Richtung stattfinden. Man sieht dann zuweilen auch, daß die Spitze wieder eine schwache Abwärtskrümmung erfährt, was als Folge der gegen die geotropische arbeitenden heliotropischen Reizung aufzufassen ist. Und so kann auch der Umstand erklärt werden, daß die Ruhelage nicht auf dem kürzesten Wege erreicht wird, nämlich durch eine ganze Aufrichtung, schwache Rückwärtskrümmung und Umprägung der Dorsiventralität. Vielmehr wird erst ziemlich spät durch Torsion und Krümmung zur Seite eine diaheliotropische Ruhelage erreicht. Der Umstand, daß die Stämmchen so selten sich am Anfang der Reaktion abwärts krümmen, um die diaheliotropische Ruhelage auf dem kürzesten Wege zu erreichen, ist sehr merkwürdig. Wir wissen doch, daß in anderen Fällen, wenn zB. die Stämmchen parallel zu den Lichtstrahlen gestellt werden (Versuch 9, 10), die diaheliotropische Ruhelage durch eine deutliche Abwärtskrümmung erreicht werden kann. Es handelt sich hier ohne Zweifel um eine analoge Erscheinung, wie sie (Czapek 1895, p. 360) für das Zusammenwirken vom Heliotropismus und Geotropismus für orthotrope Organe festgestellt hat. Wird positiv heliotropischen und negativ geotropischen (orthotropen) Organen sofort jene Lage gegeben, die sie selber sonst als resultierende Lage durch Zusammenwirkung des Helio- und Geotropismus einnehmen, so tritt dennoch zunächst eine geotropische Aufwärtskrümmung ein, welche erst später durch eine rückläufige Bewegung, die das Organ in die definitive resultierende Stellung bringt, abgelöst wird. Obzwar uns vorderhand

eine nähere Einsicht in die Ursachen dieser Erscheinung fehlt, so kann sie uns doch als Beweis dienen, daß der Heliotropismus vom Geotropismus prinzipiell verschieden ist.

Aus der Lage *b* krümmen sich die Stämmchen sehr schnell aufwärts. An dieser schnellen Reaktion kann sowohl der Heliotropismus, als auch der Geotropismus beteiligt sein, denn beide wirken da in demselben Sinne. Außerdem lehrt diese schnelle Aufwärtskrümmung, daß die Stämmchen nicht physiologisch bilateral, sondern dorsiventral sind. Wären sie rein bilateral, so wäre es einerseits am kürzesten, wenn sie sich schwach abwärts krümmen und ihre Ventralseite zur Dorsalseite umprägen würden. Und wenn dies der Geotropismus nicht gestattet, so wäre bei bilateralen Organen kein Grund vorhanden zu einer Verschiedenheit in der Größe der Reaktion, welche einerseits die Pflanzen *a*, anderseits die Pflanzen *b* ausführen. Wenn am Schluß der Reaktion die Stämmchen sich schwach nach rückwärts krümmen, so ist das eine rein heliotropische Reaktion; denn eben diese Krümmung führt die Stämmchen in die diaheliotropische Lage.

Aus der Lage *c* krümmt sich das Stämmchen schräg nach oben und gelangt früh und einfach in die diaheliotropische Lage. An dieser Krümmung wird sowohl der Heliotropismus, als auch der Geotropismus beteiligt sein können, doch wird bei der Einstellung der Krümmung wohl in erster Reihe der Heliotropismus entscheidend sein. Wenn die Reaktion bei den in der Lage *c* befindlichen Pflanzen schneller erfolgt, als bei jener, die sich in der Lage *a* befinden, so wird dies wohl dadurch verursacht, daß die Pflanzen unter einem verschiedenen Winkel vom Licht getroffen werden. Dies ist auch die Ursache der Unterschiede zwischen der Reaktionsgeschwindigkeit der in der Lage *b* und *d* befindlichen Pflanzen. Die letzteren Pflanzen krümmen sich sehr schnell aufwärts, zuweilen ist an ihnen auch eine schwache Torsion zu beobachten. Die relativ große Geschwindigkeit der Reaktion läßt sich leicht erklären. Einerseits liegen ja die Pflanzen auf ihrer dorsalen Seite und wie Versuche mit verdunkelten Pflanzen beweisen, werden da die Stämmchen stärker gereizt, als in der umgekehrten Lage. Aber sie werden auch unter einem sehr kleinen Winkel vom Licht getroffen und auch dies verursacht eine starke Reaktion. Daß das Stämmchen sogar die Vertikale erreicht und erst dann eine Rückwärtskrümmung erfährt, ist ein weiteres Zeugnis, daß es dorsiventral ist, und daß bei dieser Reaktion ein

Anlauf gemacht wird, die ursprüngliche Dorsalseite wieder ans Licht zu bringen. Doch wird während der Reaktion die Dorsiventralität umgekehrt und die definitive Einstellung erfolgt im Sinne dieser neuen Dorsiventralität.

In der Lage *e* (Versuch 11) wird die Pflanze zu einer einfachen schwachen Rückwärtskrümmung gereizt, wodurch sie in die diaheliotropische Ruhelage gelangt. Es scheint, daß es sich in erster Linie um eine heliotropische Reaktion handelt, aber es könnte sich auch um eine geotropische Reaktion handeln, wenn nämlich das Stämmchen dorsiventral-plagiogeotrop (negativ klinotrop) wäre. Der heliotropische Reiz würde nur die Bedeutung haben, daß durch denselben die Einstellung der geotropischen Reaktion bewirkt wäre. Eigentlich bewegt sich die Stämmchenspitze schwach abwärts und da sonst in diesem Sinne selten und langsam die Pflanzen reagieren, so kann die hier schnell und immer auftretende Krümmung darauf hinweisen, daß sie durch den Geotropismus nicht gehemmt wird, im Gegenteil vielleicht im Sinne einer geotropischen Reaktion vor sich geht. Anders verhalten sich die Pflanzen in der Lage *f*. Die Stämmchen krümmen sich zunächst schwach zum Licht. Dies kann wohl eine heliotropische Krümmung eines dorsiventralen Organes sein; denn so krümmen sich auch zB. Sprosse von *Fegatella conica*, die sich jedoch nach vorn und schwach nach unten krümmen, bis sie senkrecht zum Lichteinfall zu liegen kommen. Bei *Fissidens* wird jedoch diese Krümmung durch eine in entgegengesetzter Richtung vor sich gehende Bewegung abgelöst (Versuch 11). Dies ist wohl so zu deuten, daß während der ersten Bewegung die Dorsiventralität umgeprägt wird und es folgt dann eine entgegengesetzt gerichtete Krümmung im Sinne der neu induzierten Dorsiventralität. Tatsächlich krümmt sich dann das Stämmchen ebenso wie die in der Lage *e* befindlichen schwach nach hinten, bis es diaheliotropisch orientiert ist.

Merkwürdig fielen Versuche aus, wo die Stämmchen vertikal mit einer Flanke zur Lichtquelle gekehrt gestellt wurden (Versuch 13). Sie krümmen sich zur Seite, sodaß die Dorsalseite konvex wird. Sodann krümmt sich das Stämmchen auch deutlich positiv heliotropisch. Dies ist wohl eine rein heliotropische Krümmung, aber die Krümmung zur Seite könnte auch rein geotropisch sein — ein dorsiventrales positiv klinogeotropisches Organ müßte so reagieren. Aber auch eine heliotropische Reaktion ist nicht

ausgeschlossen. Es werden nämlich die Pflanzen in dieser Lage nicht streng parallelen Strahlen ausgesetzt, vielmehr fallen einige Lichtstrahlen schräg von der Seite sowohl auf die Dorsal- als auch auf die Ventralseite. Und es könnte sein, daß eben die die Dorsal- und Ventralseite treffenden Strahlen die Reaktion auslösen und bewirken, daß sich die Stämmchen zur Seite krümmen, wodurch jedenfalls die Pflanze der diaheliotropischen Lage genähert wird[1]. Aber die heliotropische Reaktion tritt deutlich in einer positiv heliotropischen Flankenkrümmung (Linsbauer 1904, Flankenheliotropismus) auf und später in der Torsion und Rückwärtskrümmung. Es ist vielleicht kaum denkbar, daß dreierlei Reaktionen gleichzeitig durch dieselbe Ursache ausgelöst werden, es könnte also die Seitenkrümmung eine geotropische Reaktion sein. Jedenfalls ist diese Krümmung die erste, welche auftritt (und wir haben gesehen, daß die geotropische Krümmung früher auftritt als die heliotropische) und da sie durch spätere sicher heliotropische Reaktionen rückgängig gemacht wird, so ist es nicht ganz wahrscheinlich, daß sie auch eine heliotropische ist. Es ist eine Reaktion, welche es sehr wahrscheinlich macht, daß die *Fissidens*-Stämmchen negativ klinogeotropisch sind.

Als ein weiteres Zeichen der Dorsiventralität so gestellter *Fissidens*-Stämmchen muß der Umstand betrachtet werden, daß fast alle Pflanzen durch die Torsion ihre ursprüngliche Dorsalseite ans Licht bringen. Heliogene Torsionen hat für *Fissidens* schon Correns (1899a) festgestellt.

Sehr einfach gestalteten sich die Verhältnisse bei Pflanzen, welche vertikal mit der Spitze abwärts (Versuch 12) einerseits mit der Dorsal- (*g*), anderseits mit der Ventralseite (*h*) zum Licht gekehrt gestellt wurden. Sie krümmen sich schwach nach vorn, bis auf ihre Blattfläche das Licht senkrecht einfällt, und wachsen dann schräg abwärts nach vorn. Die Reaktion geht sehr langsam vor sich, besonders bei den mit der Dorsalseite zum Licht gekehrten Pflanzen. Offenbar ist in der inversen vertikalen Lage der geotropische Reiz gering oder gleich Null, wie es für andere plagiogeotrope Organe Noll (1892) und Czapek (1898, 175) annehmen, obzwar man für dorsiventrale Organe an dem Vorhandensein von zwei labilen Ruhelagen zweifeln könnte.

1) In dem Versuche 13 war bei einigen Pflanzen die Dorsalseite nach rechts, bei anderen nach links orientiert. Beiderlei Pflanzen zeigten dann dieselbe Konvexkrümmung der Dorsalseite.

Wir haben gesehen, daß im allgemeinen die ventral beleuchteten Pflanzen früher und energischer reagieren, als die dorsal beleuchteten, und es wurde schon hervorgehoben, daß bei einer Beleuchtung schräg von oben der Geotropismus schuld daran sein könnte, da ventral nach oben gekehrte Pflanzen stärker geotropisch gereizt werden. Aber es scheint, daß dies nicht zur Erklärung der Ergebnisse genügt, zu welchen Versuche mit einer Beleuchtung von unten geführt haben. Hier sind die Unterschiede so groß, daß sich die Stämmchen aus der Lage *c* nach oben, aus der Lage *d* jedoch energisch nach unten krümmen (Versuch 16). Und doch ist der Unterschied zwischen der geotropischen Reizung der ventral und dorsal nach oben gelegten Pflanzen keineswegs so groß, daß einmal der Geotropismus die heliotropische Reizung ganz überwinden könnte, im anderen Fall durch diesen ganz verdeckt werden könnte. Ich meine, man muß hier annehmen, daß die dorsal beleuchteten Pflanzen schwächer heliotropisch gereizt werden, als die ventral beleuchteten, und daß daher bei diesen die heliotropische Reaktion mit größerer Energie vor sich geht, als bei jenen, daher auch bei ihnen die heliotropische Reizung die ohnehin schwächere geotropische überwindet. Ganz sicher kann man das zwar nicht behaupten, aber es scheint dies sehr wahrscheinlich zu sein und verträgt sich besonders gut mit den Versuchen am Klinostaten mit horizontaler Achse (Versuch 15).

Wir kommen weiter zur Diskussion des Verhaltens der Pflanzen am Klinostaten. Zunächst muß ich auf meine älteren (Němec, 1904) und neueren (Němec, 1906) Ausführungen hinweisen, in welchen ich den Nachweis führe, daß am Klinostaten mit vertikaler Achse und einseitiger schräger Beleuchtung heliotropische Reaktionen sehr gut möglich sind analog, wie geotropische Reaktionen am Klinostaten mit schräger Achse möglich sind. Man wird daher bei Beurteilung der Krümmungen, welche ich an *Fissidens*-Stämmchen am Klinostaten mit vertikaler Achse beobachtet habe, nicht vergessen dürfen, daß an denselben auch der Heliotropismus beteiligt sein könnte.

Horizontal mit der Dorsalseite nach oben gelegte Stämmchen werden zunächst geotropisch zur Aufwärtskrümmung gereizt. Aber da anfangs die obere Seite stärker beleuchtet wird als die ventrale, so wird die heliotropische Reizung gegen die geotropische Aufwärtskrümmung arbeiten und es wird meist zu keiner vertikalen Aufrichtung kommen, außer wenn die geotropische Reizung sehr stark

schwache Abwärtskrümmung erfolgen, wie wir das im Versuch 15 gesehen haben.

In *Fissidens* liegt jedoch eine Pflanze vor, bei welcher durch die Beleuchtung die Dorsiventralität umgekehrt werden kann. Geht am Klinostaten die Aufwärtskrümmung soweit, daß sowohl die Dorsal- als auch die Ventralseite beleuchtet wird, so wird ein Prozeß induziert, bei dem die Ventralseite zur Dorsalseite umgeprägt wird, aber die ursprüngliche Dorsalseite bleibt als solche erhalten und so resultiert eine bilaterale Pflanze (Versuch 18). Wenn am Klinostaten auch bilaterale Pflanzen mit einer beiderseitigen Ventralstruktur auftreten, so kann dies darin begründet sein, daß ihre Dorsalseite während der Aufwärtskrümmung im ganzen schwächer beleuchtet wird, wodurch ihre Umprägung zur Ventralstruktur eingeleitet wird. Wenn dieser Vorgang schneller erfolgt als die Umprägung der ursprünglichen Ventralseite, was von individuellen Eigenschaften der Stämmchen abhängig sein kann, so wird das Stämmchen ventral-bilateral, und da es in der unterdessen erreichten vertikalen Stellung an beiden Seiten rhythmisch gleichmäßig beleuchtet wird, so kann diese Form der Bilateralität auch fernerhin erhalten bleiben.

Wenn bei einseitiger Beleuchtung erwachsene *Fissidens*-Stämmchen vertikal auf einen Klinostaten mit vertikaler Achse (Versuch 20) gestellt werden, so zeigen sie eine anfängliche schwache Krümmung, bei welcher die Dorsalseite konvex wird, die jedoch dann durch eine Aufwärtskrümmung abgelöst wird. Die schwache Abwärtskrümmung könnte als eine heliotropische Reaktion aufgefaßt werden. Denn es wird in zwei Quadranten die Dorsalseite, in den übrigen zwei Quadranten die Ventralseite der Stämmchen beleuchtet. In der Lage I (*e*) wird das Stämmchen zu einer schwachen Rückwärtskrümmung in der Lage II (*f*), soweit die Dorsiventralität stark ist, zur Vorwärts- und Abwärtskrümmung gereizt. Beide Krümmungen müssen also in gleichem Sinne vor sich gehen, die Dorsalseite müßte in beiden Lagen konvex werden. Doch wird, da am Klinostaten abwechselnd auch die Ventralseite stark beleuchtet wird, wohl früh die Dorsiventralität verwischt und die Stämmchen werden orthotrop. Sehr selten geschieht dies früher, ehe noch eine Krümmung im Sinne der ursprünglichen Dorsiventralität ausgelöst wurde. Für gewöhnlich wird diese Krümmung ausgelöst und erst hierauf folgt eine Aufrichtung, da unterdessen das Stämmchen bilateral und orthotrop wurde (Versuch 20).

Wenn bilaterale *Fissidens*-Stämmchen am Klinostaten mit vertikaler Achse dauernd vertikal aufwärts wachsen, so kann dies sowohl in ihrem Geotropismus, als auch im Heliotropismus seinen Grund haben. Es läßt sich denken, daß dieselben, sobald sie morphologisch bilateral werden, auch parallelheliotropisch werden, aber die Sache läßt sich nicht beweisen. Denn sobald sie einseitigem, genügend starkem Licht ausgesetzt werden, werden sie dorsiventral. Aber es ist klar, daß physiologisch bilaterale Organe, die an beiden Seiten gleichartig und gleich stark heliotropisch gereizt werden, wie orthotrope Organe sich verhalten müssen. Daneben wird auch der Geotropismus an der vertikalen Aufrichtung der bilateralen Stämmchen beteiligt sein; denn mutatis mutandis gilt für ihren Geotropismus dasselbe wie für den Heliotropismus. Der Kantenheliotropismus kommt hier nicht in Betracht und sonst ist bei genügend starker Beleuchtung kein positiver Heliotropismus an den Stämmchen zu beobachten. Immerhin kann an der Aufrichtung der bilateralen Stämmchen am Klinostaten sowohl der Geotropismus als auch der Heliotropismus beteiligt sein. Dagegen kann es sich in den Torsionen, welche bilaterale Stämmchen am Klinostaten erfahren, kaum um geotropische Torsionen handeln. Im Dunkeln hab ich dieselben an etiolierten Stämmchen nie beobachtet. Sie werden daher auch kaum als autonome Torsionen aufzufassen sein. Es könnte daher sein, daß sie oben durch die „diffuse", sukzessive allseitige heliotropische Reizung der Stämmchen ausgelöst werden. Die vertikal wachsenden Stämmchen befinden sich am Klinostaten wahrscheinlich doch nicht in heliotropischer Ruhelage und da keine Orientierungskrümmung möglich ist, wird bloß eine Torsion ausgelöst, die man als helionastische bezeichnen könnte.

Am Klinostaten mit horizontaler Achse werden wohl orthotrope Organe nicht zu irgend einer geotropischen Reaktion gereizt. Ich habe schon in den Jahren 1903 und 1904 — eben um bei den Versuchen mit dorsiventralen Moosen Winke zu haben — Versuche ausgeführt, wo Wurzeln zB. einen Winkel von 45° mit der Achse schlossen, um zu erfahren, ob sie eine Krümmung zur Achse erfahren werden; doch wurden keine Krümmungen beobachtet, wodurch also die Angaben von Fitting (1905, p. 257) bestätigt wurden. Allerdings ist es möglich, daß da die Differenzen zwischen der Reizungsgröße in den oberen zwei Quadranten der Umdrehung im Vergleiche mit jener in den unteren viel zu gering

sind, um den Autotropismus zu überwinden und eine Krümmung auszulösen. Jedenfalls kann man im allgemeinen mit größter Wahrscheinlichkeit behaupten, daß orthotrope Organe am Klinostaten mit vertikaler Achse geotropisch zu einer Orientierungskrümmung nicht gereizt werden. Anders verhält es sich mit dorsiventralen Organen (Noll 1892, 1893, 1902, Oltmanns 1897, Fitting 392), denn da können — ebenso wie wir das für die heliotropischen Organe angegeben haben — geotropische Orientierungsreaktionen ausgelöst werden.

Ich will bei der Diskussion der mit *Fissidens*-Stämmchen ausgeführten Versuche von der bilateralen, am Klinostaten mit vertikaler Achse erzogenen Pflanzen ausgehen. Die Klinostatenachse war horizontal und senkrecht zum Fenster orientiert, sodaß sie von vorn vom Licht getroffen wurde. Wurden nun an eine vertikal senkrecht zur Klinostatenachse befestigte Torfplatte bilaterale Pflanzen horizontal parallel zur Klinostatenachse angebracht, so wurden bei der Umdrehung sukzessive die beiden Seiten gleichmäßig beleuchtet. Die Bilateralität blieb erhalten, die Pflanzen erfuhren keine Krümmung, wohl jedoch eine schwache Torsion. In diesem Versuche ist eine geotropische Orientierung völlig ausgeschlossen, es handelt sich ja um ein bilaterales Organ. Daß die Torsion rein heliotropisch ist, scheint sehr wahrscheinlich zu sein.

Werden bilaterale Stämmchen an der Torfplatte so angebracht, daß sie in vertikaler Ebene rotieren und nur eine Blattfläche dem Licht zukehren, so werden sie mit der Zeit, wie wir gesehen haben, dorsiventral, woraus also geschlossen werden darf, daß einseitige Schwerkraftwirkung zur Induktion der Dorsiventralität nicht nötig ist, daß vielmehr der ganze Prozeß heliogen ist. Es tritt jedoch unter diesen Bedingungen am Klinostaten merkwürdigerweise auch eine ganz bestimmt gerichtete Krümmung auf. Bei dieser Krümmung kann es sich nicht um eine Hyponastie handeln, die vielleicht mit der neu induzierten Dorsiventralität zusammenhinge; denn sobald das Stämmchen eine bestimmte Lage erreicht hat (Versuch 22), wächst es dann gerade weiter, obzwar zur Einstellung einer autonomen Hyponastie keine Ursache vorhanden ist. Diese Krümmung ist jener analog, welche am Klinostaten mit vertikaler Achse horizontal mit der Dorsalseite nach oben oder vertikal angebrachte Stämmchen ausführen. Was den Lichtreiz betrifft, so gilt für die Verhältnisse am Klinostaten mit horizontaler

Achse dasselbe, was wir über den Klinostaten mit vertikaler Achse gesagt haben. Das Licht trifft ebenfalls unter einem schiefen Winkel die Klinostatenachse, die Pflanzen gelangen sukzessive in die Lagen I, II, III und IV. Somit ist hier auch dieselbe heliotropische Reizung möglich. Wenn man häufig die Ansicht liest, daß unter diesen Bedingungen die Pflanzen einer dauernd einseitigen Beleuchtung ausgesetzt werden, so ist das eigentlich ebensowenig richtig, wie wenn man das für einen einseitig beleuchteten Klinostaten mit vertikaler Achse behaupten würde. Ich verweise daher auf das über die heliotropischen Reaktionen am Klinostaten mit vertikaler Achse Gesagte. Allerdings wirkt hier die Schwerkraft dauernd einseitig, am Klinostaten mit horizontaler Achse jedoch in sich sukzessive ändernder Richtung. Man könnte meinen, daß im letzten Falle reine heliotropische Krümmungen vorliegen würden. Es wurde jedoch schon hervorgehoben, daß bei dorsiventralen Organen am Klinostaten mit horizontaler Achse eine geotropische Orientierungsreaktion nicht ausgeschlossen ist. Doch scheint mir, daß in unserem Falle die eventuelle geotropische Krümmung eben in einem entgegengesetzten Sinne vor sich gehen müßte, als dies tatsächlich geschieht. Denn wir haben gesehen, daß die geotropische Reaktion stärker in Fällen ausfällt, wo die dorsale Seite konvex wird, das sollte eigentlich auch am Klinostaten der Fall sein. Aber es wird eine entgegengesetzte Reaktion ausgelöst, die Ventralseite wird konvex. Man kann daher mit höchster Wahrscheinlichkeit die erste Krümmung am Klinostaten unter den angegebenen Verhältnissen als eine heliotropische auffassen. Wenn die Pflanzen einmal schon gekrümmt sind und eine schräge Richtung zur horizontalen Klinostatenachse einnehmen, so werden sie abwechselnd in entgegengesetzter Richtung geotropisch gereizt (Fig. 17).

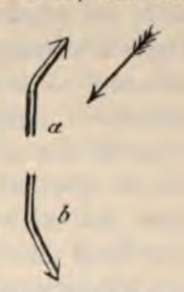


Fig. 17. Bilaterale Stämmchen von *Fissidens decipiens*, die in vertikaler Ebene am Klinostaten mit horizontaler Achse rotieren. Der Pfeil gibt die Richtung der stärksten Lichtstrahlen an.

Es könnte sein, daß die Stämmchen in der Lage, wo ihre Spitze nach oben schaut (Fig. 17*a*), anders, und zwar stärker geotropisch gereizt werden, als wenn die Spitze nach unten gekehrt ist (Fig. 17*b*). Eigentlich würde es sich um eine andere Reizung in den ganzen zwei oberen Quadranten handeln, als in den zwei unteren. Die Krümmung müßte auch da zu einem Konvexwerden der Dorsalseite führen, also gegen jene Krümmung,

welche tatsächlich stattfindet. Wenn wir nun berücksichtigen, daß die dorsiventralen Stämmchen diaheliotropisch sind, und daß am Klinostaten mit horizontaler Achse die rein geotropische Reizung eigentlich im entgegengesetzten Sinne stattfinden müßte, als sie tatsächlich vor sich geht, so wird man die Reaktion für eine rein heliotropische erklären müssen. Tatsächlich ist aus theoretischen Gründen keine stärkere heliotropische Krümmung am Klinostaten zu erwarten, als wir sie beobachten konnten. Denn in der unteren Lage (Fig. 17*b*) fällt das Licht ungefähr senkrecht auf die Blattfläche, sie befindet sich da in der Ruhelage, in der oberen Lage (Fig. 17*a*) fällt es fast parallel mit dem Stämmchen, es müßte da eine Rückwärtskrümmung stattfinden, wenn sich das Stämmchen in heliotropischer Ruhelage befinden sollte. Aber wahrscheinlich ist diese Reizung schwächer als in der unteren Lage, besonders da in allen übrigen Positionen in den oberen Quadranten die Dorsalseite stärker als die Ventralseite beleuchtet wird und die Torsionen, welche da ausgelöst werden, sich gegenseitig aufheben.

Wenn die Krümmungen der *Fissidens*-Stämmchen am Klinostaten mit horizontaler Achse als rein heliotropische aufzufassen sind, so folgt daraus, daß Differenzen in der Größe der geotropischen Reizung in den oberen und unteren zwei Quadranten entweder nicht bestehen oder so gering sind, daß sie keine Reaktion auszulösen vermögen. Das letztere scheint mir wohl möglich zu sein, da sich am einseitigen Licht fast immer die Pflanzen schließlich so orientieren, wie wenn sie nicht geotropisch wären, dasselbe kann also auch am Klinostaten mit horizontaler Achse der Fall sein.

Über das Verhalten von dorsiventralen Pflanzen (Versuch 23) am Klinostaten mit horizontaler Achse kann ich mich kurz fassen. Die horizontal befestigten Pflanzen krümmen sich ziemlich stark, so daß die Dorsalseite konvex wird. Das kann zunächst eine geotropische Reaktion sein, denn die Pflanzen werden abwechselnd so gereizt, wie Pflanzen in den Lagen *a* und *b*, und es wird am Klinostaten in beiden Lagen das Stämmchen zu einer solchen heliotropischen Krümmung gereizt, daß die Dorsalseite konvex wird, denn diese Krümmung geht im Sinne einer diaheliotropischen Reizung vor sich. Nun ist es möglich, daß die Stämmchen auch geotropisch gereizt werden und zwar abwechselnd in dem Sinne, wie wenn einmal ihre Dorsalseite, das andere Mal ihre Ventralseite nach oben gekehrt wäre. Da in der letzteren Lage die Stämmchen stärker geotropisch gereizt werden, so wird die Reizung im ersten Sinne

überwunden, und es wird die Konvexkrümmung der Dorsalseite unterstützt oder es wird wenigstens gegen das Konkavwerden dieser Seite entgegengearbeitet. Doch ist die Krümmung und das Erreichen einer definitiven Lage wohl meist Sache des Diaheliotropismus. Es gilt hier dasselbe, was über das Verhalten von bilateralen Stämmchen am Klinostaten mit horizontaler Achse gesagt wurde.

Aber es können sich einige Stämmchen auch gerade strecken und bilateral werden. Das ist wohl so möglich, daß abwechselnd die Dorsal- und die Ventralseite beleuchtet wird, wodurch die Dorsiventralität abgeschwächt oder ganz verwischt wird. Dann ist zu keiner geotropischen Krümmung Grund, die bilateralen Stämmchen befinden sich in der Ruhelage, wenn sie sich heliotropisch parallel zu der Klinostatenachse stellen.

Die in vertikaler Ebene rotierenden Pflanzen krümmen sich verschieden stark und schnell, je nachdem ihre Dorsal- oder Ventralseite zum Licht gekehrt ist. Da beiderlei Pflanzen gleich starker geotropischer Reizung ausgesetzt sind, so kann der Unterschied nur durch die ungleich starke heliotropische Reizung bedingt sein. Es ist allerdings fraglich, ob unter diesen Bedingungen der Schwerkraftreiz wirklich in der Weise perzipiert wird, daß er bei einer heliotropischen Krümmung beschleunigend oder hemmend mitwirken könnte, aber wir wollen doch überlegen, in welchem Sinne die eventuelle geotropische Reaktion vor sich gehen könnte. Wir haben als wahrscheinlich aufgestellt, daß die dorsiventralen Stämmchen positiv klinogeotropisch sind. Nach der geläufigen Meinung (Noll, 1892, Czapek, 1898) wäre dann sowohl die Lage vertikal nach oben als auch jene nach unten eine labile geotropische Ruhelage. Ob man diese jedoch wirklich für plagiotrop dorsiventrale Organe annehmen muß, scheint mir fraglich zu sein. Es sind besonders vom Standpunkte der Statolithentheorie Verhältnisse denkbar, wo auch in diesen 2 Lagen eine Orientierungsreaktion (ohne Mithilfe spontaner Nutationen) möglich wäre. Jedenfalls müßte diese Reaktion in der Weise verlaufen, daß die Dorsalseite sich konvex krümmen würde. Diese Reaktion würde also die am Klinostaten mit horizontaler Achse auftretende heliotropische einmal unterstützen (Ventralseite zum Licht gekehrt), das andere Mal hemmen, bei Pflanzen, deren Dorsalseite beleuchtet ist. Tatsächlich reagieren diese Pflanzen schneller als jene, wobei jedoch der heliotropische Reiz Ausschlag gibt. Beiderlei Pflanzen werden anfangs zu gleichsinnigen heliotropischen Reaktionen gereizt, denn was die heliotro-

pische Reizung betrifft, so gilt hier dasselbe, was wir über horizontal auf einem Klinostaten mit vertikaler Achse rotierende Pflanzen gesagt haben. Nun arbeitet die als möglich bezeichnete geotropische Reizung bei Stämmchen, deren Dorsalseite beleuchtet ist, gegen die heliotropische, bei den anderen Stämmchen arbeiten beide Reizungen gleichsinnig. Doch ist es nicht wahrscheinlich, daß nur dadurch der große Unterschied in der Intensität der Reaktion bedingt wird. Die dorsal beleuchteten Stämmchen haben überhaupt eine geringe Krümmung auszuführen, um die definitive Lage zu erreichen, die ventral beleuchteten müßten eine viel größere Reaktion ausführen, sollte ihre ursprüngliche Dorsalseite ans Licht gelangen, und es ist sehr wahrscheinlich, daß diese Pflanzen auch heliotropisch stärker gereizt werden als die anderen. Dies wird also den Unterschied zwischen der Intensität der Reaktion bei beiderlei Pflanzen noch steigern können. Doch wird während der Reaktion selbst die Dorsiventralität der ventral beleuchteten Stämmchen umgekehrt, es geht dann häufig die Krümmung ein bischen zurück, die Stämmchen wachsen dann schräg zum Licht. Über diese Lage gilt nun dasselbe, was über die bilateralen, am Klinostaten mit horizontaler Achse dorsiventral gewordenen Pflanzen gesagt wurde. Sie ist offenbar eine resultierende Position. Ich habe es leider versäumt, Versuche am Klinostaten (m. hor. A.) auszuführen, vor welchen horizontal ein großer Spiegel gelegt wäre, wodurch sich die Diskussion sehr vereinfacht hätte.

Schließlich sei das Verhalten der Pflanzen in schwachem Licht erwähnt. Mehrere Autoren haben die Erfahrung gemacht, daß dorsiventrale Moose in schwachem Licht positiv heliotropisch werden (Hofmeister 1867, p. 295, Sachs 1879, p. 237, Goebel 1898, p. 201). Das gilt auch für *Fissidens*. Die untersuchten Pflanzen wuchsen meist schlecht in schwachem Licht, dennoch war immer zu beobachten, daß sie sich da nicht mehr wie streng diaheliotropische Organe verhielten, vielmehr wuchsen sie auf die Lichtquelle zu. Daß es sich vielleicht nicht um eine vergrößerte heliotropische Reaktionsfähigkeit handelt, beweist der Versuch, wo horizontal gelegte Pflanzen vertikal von unten beleuchtet wurden. Sie wuchsen da vertikal abwärts gegen die Lichtquelle und bewiesen am besten, daß der Schwerkraft auch an schwachem Licht bei der definitiven Orientierung der Pflanzen keine entscheidende Bedeutung zukommt.

Ich meine, das Verhalten der beblätterten Sprosse von *Fissidens* gegenüber dem Licht kann auch zu einigen allgemeinen Be-

trachtungen über das Wesen des Plagiotropismus Anlaß geben. Wir können da die morphologischen Kennzeichen der Dorsiventralität außer acht lassen, sie sind ja ziemlich gering. Wenn die heliotropische Orientierung der Sprosse in Erwägung gezogen wird, so muß man sie als plagioheliotrope Organe bezeichnen. Aber es fragt sich, ob sie als dorsiventrale oder vielmehr bilateral plagiotrope Organe aufzufassen sind? Radiär plagioheliotropisch sind sie nicht, denn sie krümmen oder tordieren sich immer so, daß das stärkste Licht senkrecht auf eine Fläche der zweizeilig stehenden und in einer Ebene ausgebreiteten Blätter fällt. Einige Individuen verhalten sich in bestimmten Lagen wie dorsiventrale Organe, sie führen Reaktionen aus, welche die ursprünglich beleuchtete Fläche wieder senkrecht zum einfallenden Licht bringen, andere, welche ebenso gereizt wurden, verhalten sich wie bilateral plagioheliotrope Organe, sie kehren ihre Dorsiventralität um, die ursprünglich ventrale Fläche wird zur dorsalen und es wird eine Reaktion ausgeführt, durch welche diese Seite senkrecht zum Licht gebracht wird. Man kann auch den Sachverhalt so ausdrücken: werden die Sprosse von *Fissidens* parallel zur Richtung der Lichtstrahlen mit der Spitze zur Lichtquelle gestellt, so wird eine in der auf die Dorsiventralität senkrechten Ebene vor sich gehende Krümmung ausgelöst, gleichgültig, in welchem Sinne in bezug auf die ursprüngliche Dorsiventralität. Geht sie so vor sich, daß die ursprüngliche Dorsalseite ans Licht gebracht wird, so wird auch die ursprüngliche Dorsiventralität behalten, geht sie in der entgegengesetzten Richtung vor sich, so wird die Dorsiventralität umgekehrt. Entweder bleibt die ursprüngliche Dorsiventralität erhalten, oder es wird während der Reaktion eine neue eben durch den auslösenden Reiz induziert und diese neue Dorsiventralität bestimmt — ebenso wie in dem anderen Fall die ursprüngliche Dorsiventralität — die neue, resp. nur neu zu erreichende Ruhelage. Die Sprosse von *Fissidens* können als labil dorsiventral aufgefaßt werden.

Jene Fläche der Sprosse, welche stärker beleuchtet wird, wird zur dorsalen und der Sproß führt auch eine entsprechende Reaktion aus. Verlaufen die Lichtstrahlen parallel mit der Längsachse der Sprosse, so geht gewissermaßen die labile Dorsiventralität zunächst verloren, der Sproß wird rein bilateral. Und da wäre es möglich, entweder daß in einem solchen Fall eine Krümmung senkrecht zur Dorsiventralitätsebene ausgelöst wird, gleichgültig, in welcher Richtung (— ein Analogon der Photokinesis —), wodurch sogleich

ein Ausschlag gegeben wird. Denn sofort wird eine Seite stärker beleuchtet; im Sinne dieser Beleuchtung wird der Sproß wieder dorsiventral und nimmt eine neue Ruhelage ein. Wahrscheinlicher als diese Auffassung scheint mir zu sein, daß die Pflanzen, wo sie parallel zu ihrer Längsachse beleuchtet werden, leichte autonome Nutationen ausführen, wodurch Verhältnisse realisiert werden können, wo eine Seite stärker beleuchtet wird als die andere und dadurch Ausschlag zu einer plagioheliotropischen Orientierung gegeben wird.

Der Umstand, daß *Fissidens*-Sprosse in positiv heliotropische Lage gebracht entweder eine Abwärts- oder eine Aufwärtskrümmung erfahren, spricht auch gegen die Möglichkeit der Annahme einer Photonastie bei dieser Pflanze. Wäre eine Photonastie vorhanden, so müßte immer eine Krümmung ausgelöst werden, welche die ursprüngliche Dorsalseite ans Licht bringen würde.

Einen dem Verhalten von *Fissidens*-Stämmchen ganz analogen Fall habe ich bei einigen Farnprothallien beobachtet. Wie Leitgeb (1877, 1880) entdeckt hat, sind die typischen Farnprothallien labil dorsiventral und zwar in einem solchen Grade, daß sie Leitgeb (1877) ursprünglich für bilateral erklären konnte. Ihre jeweilig stärker beleuchtete Fläche wird zur Dorsalseite, die beschattete jedoch zur Ventralseite. Leitgeb hat jedoch auch entdeckt, daß nicht immer die Umkehrung der Dorsiventralität bei labil dorsiventralen Organen stattfinden muß. Er gibt für *Ceratopteris* (1884, p. 204) an, daß ihre Thalli bei dauernd einseitiger Beleuchtung schief nach auf- und rückwärts wachsen. „Werden solche Kulturen nun in der Horizontalebene um 180° gedreht, und somit die Ventralseite, die aber noch immer erdwärts gekehrt ist, beleuchtet, so tritt eine Umkehrung der Thallusseiten ein. — Ein Teil der Prothallien, und zwar, wie es mir scheint, jene, welche vor der Umkehrung nur wenig über das Substrat aufgerichtet waren, bei denen also durch die Umkehrung eine volle Beschattung der früher beleuchteten Seite nicht erzielt wurde, brachten diese durch Überkrümmung des Scheitels — in gleicher Weise, wie es unter ähnlichen Verhältnissen ein *Marchantia*-Sproß tun würde — wieder in die günstigste Stellung gegen das Licht und eine Umkehrung der Thallusseite fand daher nicht statt. Es wirkt also das Licht offenbar in zweierlei Weise auf die Prothallien ein, einmal daß es die Umkehrung der Thallusseiten veranlassen kann, dann aber, daß es heliotropische Krümmungen bewirkt.“

Ich habe mit Prothallien von *Gymnogramme chrysophylla* ex-

perimentiert. Sie wachsen bei einseitiger Beleuchtung schräg auf- und rückwärts. Wurden die Kulturen nun um 180° (in der Horizontalebene) umgekehrt, so trat bei den meisten Prothallien die Umkehrung der Dorsiventralität ein und die Prothallien krümmen sich wieder rückwärts. Aber einige Individuen krümmten sich abwärts in derselben Weise, wie sich ein stabil dorsiventrales Organ verhalten würde. Ja, bei einigen Individuen war ein Lappen abwärts gekrümmt, ein anderer zurück, bei dem ersten blieb die ursprüngliche Dorsiventralität erhalten, bei dem zweiten wurde sie umgekehrt. Dies trat sogar bei den großen Prothallien öfters auf als bei den kleinen.

Man kann sich ein Organ vorstellen, welches im Prinzip die Eigenschaften eines *Fissidens*-Sprosses besitzt und dabei radiär ist. Es gibt radiär-plagiogeotropische Organe, es sei nur an die typischen Seitenwurzeln der Phanerogamen erinnert, es gibt aber auch radiär-plagioheliotropische Organe. Als solche habe ich unter den Moosen die Seitenzweige von *Eurhynchium striatum* erkannt. Ich will zunächst rein theoretisch die Eigenschaften eines solchen Organes diskutieren. Es erscheint dorsiventral, solange es sich in der Ruhelage befindet, so daß es eine Flanke ständig zum Lichte wendet. Wenn dies Organ in einer auf die Dorsiventralitätsebene senkrechten Ebene aus der Ruhelage verschoben wird, so kehrt es entweder in seine ursprüngliche Lage und behält seine ursprüngliche Dorsiventralität und zwar dann, wenn die ursprüngliche Dorsalseite stärker beleuchtet wurde als die Ventralseite. Wird diese Seite stärker beleuchtet, so wird die Dorsiventralität eben durch diese neuen Beleuchtungsverhältnisse umgekehrt und die entsprechende Ruhelage eingenommen. Wird eine andere Flanke als die Dorsal- und Ventralseite stärker beleuchtet, so wird eben diese Flanke zur neuen Dorsalseite und es tritt nach der neu induzierten Dorsiventralität eine Orientierungsreaktion ein. Wird das Organ parallel zur Lichtrichtung gestellt, so verliert zunächst das Organ seine Dorsiventralität, es wird radiär. Aber durch autonome Nutationskrümmungen gelangt es leicht in eine Lage, wo es an einer Seite stärker beleuchtet wird als an der anderen, es kann eine Dorsiventralität induziert werden, diese stärker beleuchtete Seite wird zur Dorsalseite und das Organ wird plagiotrop orientiert. Ich bemerke, daß die Seitenzweige von *Eurhynchium striatum* ein ausgezeichnetes Beispiel eines solchen dorsiventralen Organes vorstellen, welche aber auch — nach der Endreaktion betrachtet —

als radiäre Organe aufgefaßt werden könnten. Und doch ist es morphologisch als dorsiventral zu erkennen, denn der Komplex der jüngsten, den Vegetationspunkt schützenden Blätter ist bei den meisten Zweigen deutlich vom Licht weg gekrümmt, obzwar die Krümmung im Vergleich mit stark dorsiventralen Moosen, zB. mit *Hypnum crista castrensis* als schwach bezeichnet werden muß.

Versuch 29. *Eurhynchium striatum.* Das Moos, welches zu den Hypnaceen gehört, besitzt dicke Hauptstämme, welche kürzere, ungefähr in zwei Reihen stehende Äste tragen. Diese wachsen bogenförmig und sind ebenso wie der Hauptstamm radiär beblättert, die Endknospe ist jedoch bei zahlreichen Seitenzweigen schwach nach einer

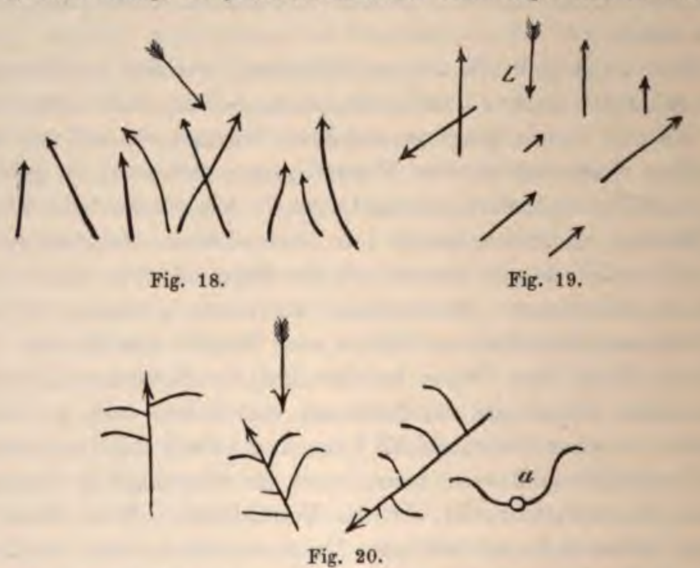


Fig. 18. Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 18—20. Die Wachstumsrichtungen von *Eurhynchium striatum* an einseitigem Licht (nähere Erklärung im Versuch 29). 19, 20 in Aufsicht.

Seite gekrümmt — und zwar immer vom Lichte hinweg. Zuweilen sind die Seitenzweige auch schwach komplanat. Aus der Natur gebrachte stattliche Pflanzen wurden am 19. 12. 05 horizontal in die vier Lagen *a—d* gebracht und dauernd einseitiger Beleuchtung ausgesetzt. Die Hauptstämmchen wiesen am 12. 1. 06 an ihrem Ende meist eine Aufwärtskrümmung auf, es wurde jedoch die Vertikale noch nicht erreicht. Einige stellten ihr Wachstum ein und es nahm an solchen Pflanzen entweder ein Seitenzweig die Beschaffenheit des Hauptstammes an oder es erschien an den ausgewachsenen Teilen des Hauptstammes ein neuer Zweig, welcher von Anfang an die Beschaffenheit des Hauptstammes besaß. Am 22. 1. wuchsen die meisten Hauptstämmchen schräg zum Licht, aber keines hat die positiv heliotropische Lage wirklich erreicht. Einige wuchsen vertikal aufwärts, einer sogar schräg vom Licht weg. Wie unregelmäßig diese Stämmchen orientiert waren, ist aus den Figuren 18 und 19 zu sehen, welche am 22. 3. gezeichnet wurden. Jedenfalls sind sie nicht streng positiv heliotropisch, vielleicht sind

sie stark plagiogeotropisch, wodurch die heliotropischen Reaktionen gehemmt werden. Die Seitenzweige stellten sich regelmäßig senkrecht zum einfallenden Licht, doch waren sie in den definitiv orientierten Teilen meist schwach gekrümmt, wobei die Konvexität der Krümmung dem Lichte zugekehrt erscheint. Aus allen Positionen, die den Pflanzen am Anfang des Versuches gegeben wurden, erreichten die Seitenzweige die erwähnte Lage, und zwar immer durch einfache Krümmung. In Fig. 20 ist die Lage der Seitenzweige einiger Versuchspflanzen, wie sie am 23. 3. zu sehen war, dargestellt, und zwar bei der Betrachtung der Pflanzen von oben. Die Fig. 20*a* stellt den Querschnitt durch eine mit der Dorsalseite nach oben gekehrte und schräg von oben beleuchtete Pflanze dar. Irgend eine geotropische Orientation war an diesen Seitenzweigen nicht zu beobachten. Rhizoiden bildeten sich an den in feuchter Luft befindlichen Pflanzenteilen, und zwar bloß an den Hauptstämmchen unter der Insertion der vom Licht abgekehrten Blätter. Diese Rhizoiden waren deutlich negativ heliotropisch.

Versuch 29a. An einseitigem Licht (vom 19. 12. 05) kultivierten Pflanzen von *Eurhynchium striatum* wurden am 23. 3. 1,5 cm lange Endstücke der Hauptsprosse abgeschnitten und in die Lage *b*, *c*, *e* und *f* gegeben. Am 26. 3. sind die Pflanzen *c* schwach nach oben gekrümmt, ein wenig stärker die Pflanzen *b*. Die Pflanzen *f* weisen an ihrem Ende eine schwache Krümmung nach vorn, die *e* eine äußerst schwache Krümmung nach hinten. Bei den Pflanzen *b* geht jedoch die Krümmung verloren, sie wachsen horizontal weiter, die *c* erreichen die Vertikale, krümmen sich jedoch dann ein wenig nach hinten. Ebenso krümmen sich die Pflanzen *e* und *f*. Am 7. 5. schlossen alle Pflanzen mit der Richtung der stärksten Lichtstrahlen ungefähr denselben Winkel (Fig. 21) ein, sie erwiesen sich also als positiv klinoheliotrop. Die Zuwächse betrugen 1—2,3 cm. Einige Pflanzen hatten auch Seitenzweige gebildet. Diese standen an der dem Licht zugekehrten Seite, wuchsen zunächst rechtwinklig vom Tragstämmchen ab, aber krümmten sich dann deutlich diaheliotropisch (Fig. 21), wobei sie merklich abgeplattet erschienen.

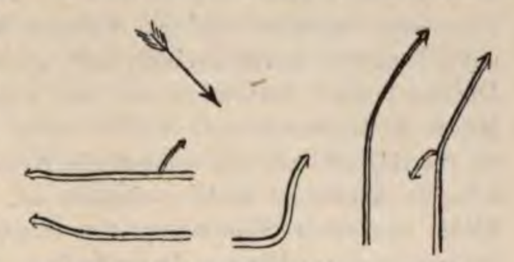


Fig. 21. Die Wachstumsrichtungen von abgeschnittenen und an einseitigem Licht kultivierten Hauptstämmchen von *Eurhynchium striatum*.

Pflanzen, die im Dunkeln sich befanden, wuchsen schräg im Sinne des ursprünglichen Plagiotropismus.

Wie wir sehen, sind auch die Hauptsprosse plagioheliotrop, wobei sie sich fast wie radiär plagiotrope Organe verhalten. Dennoch zeigen sich meist anfangs schwache Krümmungen im Sinne der ursprünglichen Orientierung zum Licht.

Wenn die Dorsiventralität sehr leicht umgeprägt wird, so ist es möglich, daß bei einer Beleuchtung, durch welche diese Umprägung stattfindet, nicht einmal ein Anlauf zur Ausführung einer Reaktion im Sinne der ursprünglichen Dorsiventralität erscheint, wie das zuweilen bei den Hauptsprossen von *Eurhynchium* der Fall ist. Geht die Umprägung der Dorsiventralität langsamer vor

sich, so kann zunächst eine Reaktion im Sinne der ursprünglichen Dorsiventralität ausgelöst werden, sie wird jedoch nicht vollbracht, sondern früh eingestellt, da sie durch die im Sinne der neuen Dorsiventralität ausgelöste Reaktion überwunden wird. So tritt bei *Fissidens*-Stämmchen in der Lage *e* anfangs eine Krümmung zur Lichtquelle auf, welche später durch eine entgegengesetzte Reaktion abgelöst wird, die das Stämmchen in die diaheliotropische Ruhelage definitiv überführt.

Man wird mir wohl einwenden, daß man solche Organe, bei denen die Umprägung der Dorsiventralität sehr leicht vor sich geht, eigentlich gar nicht als dorsiventral bezeichnen darf, vielmehr dieselben als radiär auffassen muß. Aber bei dem von mir angeführten Beispiele, nämlich bei den Seitenzweigen von *Eurhynchium striatum* ist das nicht möglich, da hier die Dorsiventralität auch morphologisch angedeutet ist. Die Hauptsprosse von *Eurhynchium striatum* sind ein Beispiel für den Fall, wo nur eine physiologische, morphologisch nicht erkennbare, leicht umprägbare Dorsiventralität vorhanden ist. Es kommen ja auch bei diesem Moose Seitenzweige vor, welche sicher diaheliotropisch sind und wo die Abflachung und epinastische Krümmung des apikalen Blattschopfes überhaupt nicht vorhanden ist. Auch das am einseitigen Licht wachsende Stämmchen von *Fissidens* wird man kaum für bilateral-radiär erklären. Dasselbe kann von Farnprothallien gesagt werden, welche sich im Prinzip ebenso verhalten wie *Fissidens* und welche man doch nicht für bilateral, sondern für dorsiventral erklären wird. Die Umprägung der morphologischen Dorsiventralität hängt hier gesetzmäßig mit der Umprägung der heliotropischen Ruhelage zusammen.

Die vorstehenden Betrachtungen können, wie ich meine, mit großem Vorteil zur Erklärung des Verhaltens der typischen plagiogeotropen Seitenwurzeln der Schwerkraft gegenüber benutzt werden. Czapek (1895, p. 1210) hat gefunden, daß am Klinostaten mit horizontaler Achse erwachsene Seitenwurzeln erster Ordnung dauernd einseitiger Schwerkraftwirkung ausgesetzt und in die spätere Ruhelage (also unter den „Grenzwinkel") gebracht, dennoch eine Abwärtskrümmung ausführen. Er hat später (Czapek 1898, p. 247) diesen Versuch so erklärt, daß die Seitenwurzeln, genau in ihre spätere Ruhelage vom Klinostaten gebracht, keine solche Abwärtskrümmung ausführen. Und doch kann man sich überzeugen, daß die Abwärtskrümmung der am Klinostaten erzogenen und dann

ungefähr (denn wie kann man bei der großen individuellen Variabilität der Wurzeln den Grenzwinkel genau vorher bestimmen) unter dem Grenzwinkel dauernd einseitiger Schwerkraftwirkung ausgesetzten Seitenwurzeln so häufig und so stark auftritt, daß hierin kein Zufall zu erblicken ist. Außerdem führen am Klinostaten erzogene Seitenwurzeln erster Ordnung (meine Versuche wurden mit *Vicia faba* ausgeführt), dauernd einseitiger Schwerkraftwirkung ausgesetzt, anfangs geotropische Überkrümmungen aus, die bei ihnen später nie erscheinen (da wird im Gegenteil der ursprüngliche Grenzwinkel nach der Verschiebung aus der Ruhelage fast nie mehr erreicht). Diese Erfahrungen, welche also mit Czapeks Ergebnissen übereinstimmen, haben in mir den Gedanken erweckt, daß es sich mit den plagiogeotropen Seitenwurzeln in ihrer Beziehung zur Schwerkraft eigentlich ähnlich verhält wie mit dem Verhältnis der *Fissidens*-Stämmchen zum Licht. Noch ähnlicher wären die Hauptsprosse und Seitenzweige von *Eurhynchium striatum.*

Man könnte also die geotropischen Eigenschaften der Seitenwurzeln erster Ordnung so auffassen: sie sind, wenn sie am Klinostaten erzogen werden, radiär. Erst durch eine dauernd einseitige (eventuell intermittierende) Schwerkraftwirkung wird ihnen eine Dorsiventralität induziert, sie führen dann dieser neu induzierten Dorsiventralität entsprechend eine Orientierungsreaktion aus. Wirkt auf dieselben die Schwerkraft in einem anderen Sinne, so kann die Dorsiventralität umgeprägt werden, die Orientierungsreaktion wird dann auch in anderem Sinne ausgeführt. Wird die Seitenwurzel vertikal invers gestellt, so wird sie radiär, sobald sie durch die autonome Nutation aus dieser Lage gebracht wird, kann eine neue Dorsiventralität induziert werden, die ganz unabhängig von der vorigen sein kann. Es wird dann eine Orientierungsreaktion ausgeführt. Im Grunde dasselbe geschieht, wenn eine Seitenwurzel vertikal mit der Spitze abwärts gestellt wird. Sie wächst da wie eine positiv geotropische Wurzel, aber sobald sie durch irgend eine autonome Krümmung aus ihrer Lage verschoben wird, so wird ihr eine Dorsiventralität induziert, die Wurzel führt dann im Sinne dieser Dorsiventralität eine Reaktion aus. Werden Hauptwurzeln von *Vicia faba* so gelegt, daß die Seitenwurzeln erster Ordnung in vertikaler Richtung aus der Mutterwurzel hervorbrechen müssen, so wachsen sie ein paar Millimeter lang vertikal abwärts, dann erfolgt bei den meisten eine schwache Aufwärtskrümmung, einige wachsen 1—1,5 cm vertikal abwärts ohne Krümmung. Dies, sowie

der Umstand, daß die Aufwärtskrümmung in einer nicht im voraus bestimmbaren Ebene stattfindet, stimmt gut mit der Auffassung überein, daß dieselbe durch die voraus nicht bestimmbare Richtung einer autonomen Nutation bestimmt wird.

Zugunsten unserer Auffassung sprechen aber noch nachfolgende Umstände. Junge, noch kräftig reagierende Seitenwurzeln zeigen nicht selten Reaktionen, die deutlich auf eine Dorsiventralität hinweisen. Je älter sie sind, desto früher wird die Umprägung ihrer Dorsiventralität vollbracht, d. h. dieser Prozeß geht ceteris paribus mit gleicher Geschwindigkeit vor sich, aber wird immer früher eingestellt, so daß die Umprägung nicht so vollkommen ist. Damit hängt es auch zusammen, daß die Reaktionen der älteren Seitenwurzeln immer schwächer ausfallen.

Zahlreiche plagiotrope Wurzeln, besonders Adventivwurzeln, die in feuchter Luft ungefähr homalotrop wachsen, geben ihre dorsiventrale Beschaffenheit auch darin kund, daß sie an ihrer Spitze ein wenig hyponastisch gekrümmt sind. Das gilt nicht nur für ganz junge Wurzeln, bei welchen schon Sachs (1874, p. 600) eine analoge, aber epinastische Krümmung festgestellt hat, sondern auch für mehrere cm lange Wurzeln. Die Dorsiventralität äußert sich weiter bei zahlreichen plagiotropen Wurzeln auch im anatomischen Bau ihrer Haube. Ich habe dies besonders bei Adventivwurzeln verschiedener Arten der Gattung *Salix* feststellen können, auch sei auf meine Abbildungen der Wurzelhauben von *Brosimum alicastrum* hingewiesen (Němec 1901, Fig. 13, 14).

Wollen wir die Eigenart der Reaktionsfähigkeiten von *Fissidens* erkennen, so werden wir dies am besten tun können, wenn wir zum Vergleiche das Verhalten eines recht typischen dorsiventralen Lebermooses heranziehen, bei dem die Dorsiventralität stabil (nicht umkehrbar) ist. Von allen Lebermoosen, mit welchen ich bisher experimentiert habe, ist in dieser Beziehung *Fegatella conica* am besten geeignet, da bei dieser Art der Diaheliotropismus am wenigsten durch die hohe Luftfeuchtigkeit und die relativ geringe Lichtintensität, welche auf die Pflanzen während der Versuche einwirken, verändert wird. Sonst werden ja die Lebermoose leicht positiv heliotropisch, oder sie schließen wenigstens einen viel kleineren Winkel mit der Richtung des Lichtes als 90° ein (Sachs 1879, p. 237, Hofmeister 1867).

Bei genügend starker Beleuchtung ist *Fegatella* diaheliotropisch. Aber die Reaktionen, bei welchen sich ihre Sprosse abwärts be-

wegen müssen, gehen langsamer vor sich als Aufwärtskrümmungen. Das ist besonders gut bei Pflanzen zu beobachten, welche schräg von unten beleuchtet werden. Aus der Lage *c* krümmen sich da die Sprosse nicht selten sogar anfangs schwach nach oben, statt nach unten, ähnlich wie das bei *Fissidens* beobachtet werden kann. Einen solchen Versuch hat schon Sachs (1879, p. 243) mit *Marchantia* ausgeführt und hat ebenfalls (besonders bei Pflanzen, welche sich in der Lage *b* befanden) eine Aufwärtskrümmung der Sprosse beobachtet. Die konvexe Krümmung der Dorsalseite, welche er da gesehen hat, ist wohl ebenfalls auf die geotropische Krümmung und nicht auf eine Epinastie zurückzuführen. Überhaupt konnte ich bei *Marchantia* und *Fegatella* keine sicheren Kennzeichen einer Photonastie feststellen und es scheint mir auch, daß die von Czapek ausgeführten Versuche (1898, p. 261), sich wohl in anderer Weise deuten ließen. Weder im Dunkeln, noch am Licht ist etwas zu beobachten, was uns zur Annahme einer Photonastie zwingen müßte. Wenn etiolierte *Fegatella*-Sprosse am Klinostaten mit horizontaler Achse im Dunkeln eine dauernde „epinastische" Krümmung ausführen, so muß betont werden, daß es sich dabei auch um eine geotropische Krümmung eines dorsiventralen Organes handeln könnte; denn nicht selten ist die äußerste Spitze dieser Sprosse schwach hyponastisch gekrümmt, was man übrigens häufig auch an Sprossen, die am Licht wachsen, bemerken kann. Jedenfalls ist sicher, daß *Fegatella* auch am Licht geotropisch ist, und zwar, daß sich ihre Ruhelage oberhalb der Horizontale befindet. Sie ist also negativ klinotrop. Daß sie jedoch nicht geoorthotrop ist, macht der Umstand wahrscheinlich, daß sie nicht einmal im Dunkeln streng vertikal, sondern steil schräg aufwärts wächst[1]). Dabei sind aber die etiolierten Sprosse streng

1) Hofmeister (1867, p. 294) erwähnt, daß etiolierte *Fegatella*-Sprosse, aus Innovationsknospen erwachsen, vertikal aufwärts wachsen. Frank (1870, p. 67) gibt für die etiolierten Sprosse von *Marchantia* an, daß sie sich genau vertikal aufrecht stellen. Das kommt tatsächlich zuweilen vor, aber es gibt auch steil schräg aufwärts wachsende Sprosse, die allerdings weniger schief wachsen, als jene von *Fegatella*. Bolleter (1905) hat auch bei *Fegatella* vertikal aufrecht wachsende etiolierte Sprosse gesehen. Häufig krümmen sich üppig wachsende etiolierte Sprosse am Anfang des Etiolements vertikal aufrecht, stellen sich jedoch dann schräg. Da die im Frühjahr heranwachsenden neuen Triebe schon am Licht deutlich schräg nach oben wachsen, so ist es natürlich, daß sie im Dunkeln eher die Vertikale erreichen als Sprosse, die später, etwa zur Mitte der Wachstumsperiode, ins Dunkel gestellt wurden. Die jährliche Wachstumsperiode hängt von äußeren Bedingungen ab, sie kann überhaupt ausbleiben,

dorsiventral; denn aus allen Lagen gelangen sie (allerdings nur durch sukzessive Krümmungen) in die Ruhelage, wo die Dorsalseite nach oben gekehrt ist. In dieser Beziehung unterscheiden sie sich von *Fissidens*, welcher im Dunkeln orthotrop wird.

Aus den sechs Lagen *a—f* erreicht *Fegatella* nur unter bestimmten Umständen die diaheliotropische Ruhelage. Bei starker Beleuchtung, relativ niedriger Temperatur und nicht zu hoher Luftfeuchtigkeit krümmt sie sich aus der Lage *a* schwach abwärts, aus *b* nach oben und rückwärts, aus *c* schwach aufwärts, aus *d* nach oben, vorn und schwach abwärts, aus *e* schwach rückwärts, aus *f* nach vorn und schwach abwärts. Aber in einem dampfgesättigten Raume und besonders, wenn noch die Temperatur höher als etwa 15° ist, verbleiben die Sprosse in der Lage *a*, ja sie können auch ganz schwach schräg nach oben wachsen. Diese Lage erreichen auch die ursprünglich in der Lage *f*, eventuell auch *d* befindlichen Sprosse, obzwar diese eher eine schwache Abwärtskrümmung erfahren. Aber auch in diesen Fällen reagieren die *Fegatella*-Sprosse vollkommener diaheliotropisch als *Fissidens*, welches sich aus der Lage *a* in feuchter Luft von der diaheliotropischen Ruhelage eher entfernt. Vergleicht man das Verhalten der *Fissidens*- und *Fegatella*-Sprosse in der Lage *d*, so tritt uns sofort der prinzipielle Unterschied zwischen einem Organ mit inhärenter (stabiler) und einem solchen mit umkehrbarer (labiler) Dorsiventralität hervor. Die Anfangsstadien der Reaktion sind dieselben, aber *Fissidens* stellt früh dieselbe ein; denn es wird unterdessen seine Dorsiventralität umgekehrt und die Pflanze führt nun eine zweite Reaktion aus, wie wenn sie sich in der Lage *e* befände. Dagegen krümmt sich *Fegatella* solange, bis ihre Dorsalseite wieder ans Licht gelangt.

Ebenso wie *Fissidens* vermag auch *Fegatella* (Frank 1870) sowohl durch Krümmungen, als auch durch Torsionen die heliotropische Ruhelage zu erreichen. Die Torsion kommt bei beiden Pflanzen, besonders in Kantenstellungen zur Geltung, doch gelangt bei *Fegatella* immer die Dorsalseite ans Licht, wogegen bei *Fissidens* auch die ursprüngliche Ventralseite ans Licht gebracht werden kann, wobei sie natürlich zur Dorsalseite wird. Diese Torsionen, welche schon Frank (1870, p. 68) bei *Marchantia*

---

wenn die Lebermoose bei relativ hoher und konstanter Temperatur gehalten werden, zB. im geheizten Zimmer oder im Warmhause. Schon im Kalthause macht sich die Periode bemerkbar, obzwar nicht so auffallend wie in der Natur selbst.

gesehen hat, sind bei frondosen Lebermoosen ziemlich schwach, und kommen auch ziemlich selten vor. Vielfach wird die Torsion durch kombinierte Krümmungen ersetzt. Wird ein etiolierter *Fegatella*-Sproß im Dunkeln horizontal so gelegt, daß eine Flanke nach oben, die andere nach unten kommt, so wird zunächst eine Krümmung nach oben in der Vertikalebene ausgelöst, auf welche dann eine Krümmung zur Seite folgt, durch welche die klinotrope Lage mit der Dorsalseite nach oben zustande kommt. Der Vorgang der Aufwärtskrümmung in der vertikalen Ebene dauert verschieden lange, ehe die Krümmung zur Seite eingreift. Werden etiolierte Sprosse von *Fegatella* vertikal mit einer Kante zur Lichtquelle gestellt, so führen sie eine sehr deutliche und unverkennbare positiv heliotropische Krümmung aus. Erst dann wird durch schwache Torsion und Krümmung oder nur durch diese selbst eine diaheliotropische Ruhelage erreicht. Diese heliotropische Krümmung haben wir auch bei *Fissidens* beobachtet. Mit der Dorsalseite zum Licht vertikal gestellte etiolierte Sprosse von *Fegatella* führen keine positiv heliotropische Krümmung aus, sondern bewegen sich sofort schwach nach rückwärts, ähnlich wie das für *Marchantia* Frank (1870) angegeben hat, welche Angabe Czapek bestätigt.

Am Klinostaten mit vertikaler Achse wird *Fegatella* niemals bilateral, sie wächst auch nie orthotrop, sondern immer schwach schräg nach oben, wobei immer die Ventralseite nach unten gekehrt ist. Aus allen Lagen erreicht sie diese Lage und unterscheidet sich dadurch beträchtlich von *Fissidens*. Am Klinostaten mit horizontaler Achse und bei Vorderbeleuchtung wachsen die Sprosse von *Fegatella* schräg unter einem Winkel von etwa 30° zum Licht (die Dorsalseite ist zum Licht gekehrt) und orientieren sich so aus allen Positionen, die man ihnen gibt. Dieses einfache Verhalten von *Fegatella* ist im Vergleiche mit *Fissidens* eben dadurch zu erklären, daß *Fegatella* nicht bilateral werden kann. Wenn die Sprosse am Zentrifugalapparat mit vertikaler Achse und bei einseitig einfallender Beleuchtung des Apparates steil schräg aufwärts wachsen, ähnlich wie das Sachs (1879, p. 244) bei *Marchantia* beobachtet hat, so muß man beachten, daß hier einerseits eine ähnliche heliotropische Reizung wie am Klinostaten mit vertikaler Achse zustande kommt, andererseits, daß sich die Schwerkraftwirkung mit jener der Zentrifugalkraft kombiniert und so den Unterschied zwischen dem Verhalten der Pflanzen am Klinostaten

und am Zentrifugalapparat bedingt. Außerdem kann durch eine größere Zentrifugalkraft wohl auch ein Stimmungswechsel der Sprosse verursacht werden, analog wie das Sachs für die Seitenwurzeln nachgewiesen hat. Leider hab ich mit *Fissidens* Zentrifugalversuche nicht angestellt.

Zum Schluß will ich noch die Frage streifen, inwiefern man die fixe Lage der *Fissidens*-Stämmchen für eine rein diaheliotropische erklären kann, oder ob sie vielleicht eine resultierende Stellung ist, vielleicht aus dem negativen Heliotropismus und positiven Geotropismus, wobei eventuell auch die Photonastie mitwirken könnte. Eine ähnliche Frage betrifft ja auch die Lichtlage der Laubblätter und sie wurde neuerdings von Linsbauer (1904) wieder in Angriff genommen.

Nach unseren vorgehenden Auseinandersetzungen kann ich wohl ohne weitere Begründung behaupten, daß die definitive Lage der *Fissidens*-Sprosse eine rein diaheliotropische ist. Wenn dieselben aus allen Positionen bei hinreichend starker Beleuchtung sich senkrecht auf die Richtung des stärksten Lichtes stellen und in dieser Richtung dann weiterwachsen, mag diese Richtung eine positiv- oder negativ-klinotrope — eventuell eine horizontale sein, so ist doch wohl anzunehmen, daß den definitiven Ausschlag der Lichtreiz und nicht die Schwerkraftwirkung gibt. Diese kann jedoch bedeutend die Geschwindigkeit, sowie auch die Art der Reaktion beeinflussen, was wirklich sehr leicht zu beweisen ist. Ja die geotropische Reaktion kann anfangs gegen die heliotropische arbeiten und es erhellt aus unseren Versuchen, daß die Sprosse in zahlreichen Positionen zunächst geotropisch reagieren und wenn diese Reaktion mit der heliotropischen übereinstimmt, so wird sie durch diese letztere nur definitiv eingestellt oder weiter geführt, wenn sie gegen die heliotropische gerichtet ist, so wird die Krümmung überhaupt gehemmt und es erscheint entweder zunächst eine geotropische Reaktion oder eine nach längerer Stille langsam vor sich gehende heliotropische Krümmung. Im ersten Fall wird erst später die geotropische Reaktion durch die heliotropische abgelöst, diese führt die definitive Einstellung der Sprosse herbei, sodaß hier die diaheliotropische Ruhelage auf einem Umweg erreicht wird. Immer werden die Sprosse schwächer heliotropisch gereizt, wenn die Oberseite beleuchtet wird, stärker, wenn die Unterseite vom Licht getroffen wird. Geotropisch werden sie schwächer gereizt, wenn die Oberseite bei der horizontalen Lage nach oben

gekehrt ist, stärker in der umgekehrten Lage. Fällt das Licht auf die Ventralseite, so wird der geotropische Reiz durch den heliotropischen immer überwunden, sodaß in allen Positionen nur eine heliotropische Reaktion stattfindet. Wird jedoch die Dorsalseite beleuchtet, so wird die geotropische Reaktion durch die heliotropische nicht unterdrückt, sondern erst später abgelöst oder eingestellt.

Die beiden Flächen der *Fissidens*-Sprosse werden also höchst wahrscheinlich ungleich stark heliotropisch gereizt. Wird eine von den Kanten beleuchtet, so tritt eine qualitativ verschiedene Reaktion, nämlich eine positiv heliotropische auf. Daß sie von dem Diaheliotropismus qualitativ verschieden ist, erhellt aus dem Umstande, daß sie durch diesen (welcher eine Torsion, sowie eine schwache Rückwärtskrümmung herbeiführt) abgelöst wird. Diese positiv heliotropische Krümmung entspricht dem von Linsbauer (1904) für einige Monokotyledonen festgestellten Kantenheliotropismus.

Wenn bei schwacher Lichtintensität die *Fissidens*-Sprosse so wachsen, daß sie einen kleineren Winkel mit der Richtung der Lichtstrahlen schließen als 90°, so könnte man für einige Fälle (wo das Licht schräg von vorn und oben einfällt) meinen, daß sie stärker geotropisch und relativ schwächer heliotropisch reizbar sind, und daß die definitiv erreichte Lage eine resultierende heliotropisch-geotropische ist. Wenn wir jedoch berücksichtigen, daß die definitive Lage immer darin gipfelt, daß ein bestimmter Winkel mit der Strahlenrichtung eingenommen wird, wobei es auf die Angriffsrichtung der Schwerkraft nicht ankommt, so wird man den entscheidenden Einfluß doch dem Licht zuschreiben müssen. Das ist besonders auffallend, wenn die *Fissidens*-Stämmchen positiv heliotropisch sind und von unten beleuchtet vertikal abwärts gegen die Schwerkraftrichtung zum Licht wachsen. Das kann doch keine Kombinationsreaktion sein; denn bei der definitiven Orientation der Stämmchen kommt die Schwerkraftwirkung gar nicht zum Vorschein. Anders bei dem Vorgang der Reaktion selbst. Wenn die heliotropische gegen die geotropische Reaktion gehen muß, so wird sie offenbar gehemmt werden, ja sie kann anfangs durch die geotropische überwunden und erst später durch die heliotropische abgelöst werden. Dies kann besonders darum eintreten, weil es denkbar ist, daß bei der heliotropischen Umstimmung auch eine geotropische vor sich geht, und zwar so, daß sich der eventuelle Klinogeotropismus dem Parallelogeotropismus nähert.

Bei *Fissidens* kommen ziemlich selten unvollkommene diaheliotropische Orientationen vor, d. h. solche, bei welchen die diaheliotropische Ruhelage überhaupt nicht erreicht wird. Am ehesten trifft man dies noch bei Pflanzen, denen die Lage *a* gegeben wurde und bei welchen die geotropische Aufwärtskrümmung gegen die diaheliotropische Abwärtskrümmung arbeitet, sodaß schließlich eine schräge Aufwärtskrümmung resultiert, die unzweifelhaft als eine geotropische und später resultierende Richtung aufzufassen ist. Auf dieselbe folgt meist eine Torsion und Seitwärtskrümmung, wodurch die diaheliotropische Lage erreicht wird, aber es wurden auch Fälle beobachtet, wo eine solche überhaupt nicht erreicht wurde. Dorsiventrale Lebermoose, deren Dorsiventralität nicht umkehrbar ist und deren Torsionsfähigkeit recht gering ist, zeigen solche unvollkommene Orientationen viel häufiger, besonders wenn die Pflanzen in die Lage *a* gebracht werden. Wenn sich zu dieser offenbar für die Pflanze recht schwierigen Lage noch eine schwache Umstimmung des Geo- und Heliotropismus[1]) durch relativ schwaches Licht, hohe Luftfeuchtigkeit und eventuell auch eine unnatürlich hohe Temperatur gesellt, so reagieren prompt diaheliotropisch meist nur Pflanzen, die sich in der Lage *c* und *e* befanden, in allen übrigen Lagen kommt es zu einer unvollkommenen Orientierung. Es ist nicht ausgeschlossen, daß man es hier mit analogen Erscheinungen zu tun hat, wie man sie an invers gestellten, nicht zu jungen positiv geotropischen Wurzeln feststellen kann.

II. *Dicranum scoparium.*

Limpricht führt (1890, p. 333) unter den Gattungscharakteren von *Dicranum* an, daß die „Blätter meist sichelförmig-einseitswendig" sind, der Stengel meist aufrecht steht. Für *D. scoparium* (1890, p. 351) wird angegeben, daß der Stengel aufrecht ist, die Blätter schopfig zusammengedrängt stehen, an den Astspitzen mehr sichelförmig-einseitswendig sind. Doch wird da weiter bemerkt (p. 352), daß diese Art vielfach abändert, und zwar in der Richtung des Stengels, in der Dichtigkeit der Beblätterung, in Größe und Richtung der Blätter usw. Formen mit straff aufrechten Blättern werden als var. *orthophyllum* angeführt, ähnlich beblätterte kräftige

---

1) Diese Umstimmung kann eventuell in einer bloßen Veränderung der relativen Größe der beiden Reizbarkeiten bestehen.

Sumpfformen als var. *turfosum.* Formen mit aufsteigenden Stengeln haben längs stark sichelförmig-einseitswendige Blätter, diese stehen entweder gedrängt: var. *curvulum,* — oder die Blätter sind sehr locker gestellt und gegen die Spitze wellig: var. *recurvatum.* Es ist nicht ausgeschlossen, daß es sich hier um Wuchsformen handelt, die durch verschiedene äußere Bedingungen hervorgebracht werden, was sich wohl durch geeignete Kulturen nachweisen ließe.

Wir werden sehen, daß die sichelförmige Krümmung der Blätter eigentlich eine positiv heliotropische ist. Da der Stengel selbst morphologisch radiär ist, und auch die Blätter radiär inseriert sind, so ist es eigentlich fraglich, ob man *Dicranum* als dorsiventral bezeichnen soll. Der Kürze wegen tue ich es dennoch, wobei ich bei Pflanzen, die am Licht wachsen, jene Seite, zu welcher die Blätter sichelförmig gekrümmt sind, als dorsale, die entgegengesetzte als ventrale bezeichnen will. Doch muß betont werden, daß diese Dorsiventralität eigentlich in zwei differenten Eigenschaften der Pflanzen besteht. Einerseits in der Einseitswendigkeit der Blätter, anderseits in der Dorsiventralität des morphologisch radiär beschaffenen Stengels.

Im Dunkeln wächst *Dicranum* sehr gut und weist alle charakteristischen Eigenschaften einer etiolierten Pflanze auf. Ich habe im Herbst, im Winter und im Frühjahr Pflanzen direkt, nachdem sie aus der Natur gebracht wurden, ins Dunkel gesetzt und sie wuchsen alle in gleicher Weise. Doch ist zu bemerken, daß einzelne Stämmchen (es handelt sich jedoch bloß um einen geringen Bruchteil der untersuchten Pflanzen) im Dunkeln überhaupt nicht wachsen. An den übrigen richtet sich schon einige Tage, nachdem sie verdunkelt wurden, der terminale Blattschopf allmählich auf, die Blätter bleiben lange dicht aneinander gepreßt, erst kurz vor der Einstellung ihres Wachstums krümmen sie sich sichelförmig in der Richtung der ursprünglichen Dorsiventralität, doch ist diese Krümmung nicht so stark wie an Blättern, die an einseitigem Licht wachsen.

Beim Beginn der Etiolierung verhalten sich nicht alle Individuen gleich. Bei einigen gibt es zwischen dem etiolierten und dem am Licht erwachsenen Teil keinen allmählichen Übergang, was besonders darin zu sehen ist, daß auf normale sichelförmige, große Lichtblätter plötzlich ganz kleine, schuppenförmige Blätter folgen (Fig. 22). Dies erscheint bei Pflanzen, welche schon am Licht schwaches Wachstum zeigten. Bei anderen Pflanzen ist der

Übergang allmählich, die im Dunkeln erwachsenen Blätter werden immer kleiner, und lange bleiben sie noch deutlich sichelförmig gekrümmt (Fig. 23). Schließlich folgen ganz kleine, schuppenförmige, an den Stengel angedrückte Blätter. Auch die Internodien zwischen den Blättern werden größer. Bei Individuen, welche plötzlich etiolieren, entbehren schon die ersten im Dunkeln entstandenen Blätter der Einseitswendigkeit, wie das zB. in Fig. 22 zu sehen ist. Die Spitze des etiolierten Stämmchens (das in diesem Falle 14 mm lang war), erschien ganz radiär (Fig. 22 a). Dagegen erscheint bei Pflanzen, bei welchen der normale Teil des Stämmchens in den etiolierten allmählich übergeht, die sichelförmige Krümmung bei zahlreichen im Dunkeln entstandenen Blättern deutlich ausgeprägt. In Fig. 23 ist ein etioliertes Stämmchen dargestellt, welches 8 mm lang war und sich ebenso lange, nämlich 34 Tage (25. 2. bis 30. 3. 1906) im Finstern wie das in Fig. 22 dargestellte befand, und dennoch noch an der Spitze sehr deutlich die Einseitswendigkeit der Blätter aufwies.



Fig. 22. Ein plötztlich etiolierendes Stämmchen von *Dicranum scoparium*. 22 a radiäre Endknospe eines etiolierten Stämmchens. Vergr. 8 : 1.

Die Spitze der etiolierten Teile ist schwach gelblichgrün, bei den plötzlich etiolierenden Individuen bedeutend blasser als bei jenen, welche allmählich die etiolierte Wuchsform annehmen und deren Spitze lebhafter grün bleibt. Die älteren Teile der etiolierten Sprosse werden bräunlich. Bei einer Temperatur von 16—19° C. betrug der Zuwachs der Pflanzen im Dunkeln im ersten Monate der Verdunkelung durchschnittlich 11 mm. Später werden die Zuwächse immer geringer, offenbar aus Mangel an den nötigen Baustoffen.



Fig. 23. Etioliertes Stämmchen von *Dicranum scoparium* mit einseitswendigen Blättern. Vergr. 9 : 1.

Wie schon bemerkt wurde, etiolieren im Dunkeln nicht alle Pflanzen, sondern einige wachsen überhaupt nicht. Besonders häufig trat dies in einem Versuche auf, wo Anfangs Januar 1905 aus

der Natur gebrachte und im Institut am einseitigen Licht kultivierte Pflanzen am 3. 3. 1905 auf feuchten Sand horizontal gelegt und ins Dunkel übertragen wurden. Am 1. 4. betrugen bei den wachsenden, etiolierten Teilen die Zuwächse 10—13 mm, wobei zu sehen war, daß entweder die ursprüngliche Spitze wuchs, oder in ihrer Nähe ein Seitenzweig erschien, der etiolierte, wogegen die ursprüngliche Spitze stecken blieb. Alle diese etiolierten Teile wuchsen streng vertikal aufwärts. An Individuen, deren Stämmchen nicht wuchs, erschienen nahe an der Spitze zahlreiche ziemlich dicke unverzweigte Rhizoiden, welche vertikal aufwärts wuchsen und bereits eine Länge von durchschnittlich 8 mm erreicht haben. Individuen, welche etiolieren, bilden solche Rhizoiden nicht.

Alle etiolierten Stämmchen wuchsen ohne Ausnahme vertikal aufwärts. Wenn sie auch anfangs an der sichelförmigen Blattkrümmung einen bestimmten Grad von Dorsiventralität erkennen lassen, so werden sie doch schließlich ganz radiär, die schuppenförmigen Blätter sind alle gleichartig dem Stengel angedrückt.

Es fragt sich nun, ob sich vielleicht bei den im Dunkeln etiolierten radiären Pflanzen irgend ein Kennzeichen einer Dorsiventralität in der Reaktionsfähigkeit erkennen ließe.

Versuch 30. Ich habe Pflanzen, welche Ende Februar 1906 aus der Natur gebracht und ins Dunkel gestellt wurden, am 7. 3. horizontal gelegt und zwar einerseits so, daß die Dorsalseite, anderseits, daß die Ventralseite nach oben zu liegen kam. Die etiolierten Teile waren im Mittel 9 mm lang. Am 22. 3. sind alle Pflanzen an ihrer Spitze schräg nach oben gekrümmt, es läßt sich kein sicherer Unterschied in der Krümmung zwischen beiderlei Pflanzen feststellen. Am 23. 3. sind die Spitzen fast aller Pflanzen vertikal aufgerichtet, am 24. 3. gilt dies von allen Pflanzen. Sie wachsen in dieser Richtung auch weiter. Die erste Krümmung tritt etwa 0,5 mm unter dem Ende des terminalen Blattschopfes auf, also jedenfalls in einer sehr jungen Zone. Am 29. 3. betrug der Zuwachs seit dem Horizontallegen der Pflanzen 2,5—4 mm. Es handelte sich um Pflanzen mit allmählichem Übergang zum Etiolement.

Dieser Versuch beweist, daß die etiolierten Pflanzen in bezug auf die geotropische Reizung orthotrop und radiär sind. Ob dies auch für Pflanzen, die am Licht wachsen, Geltung hat, wird der Versuch entscheiden. Wir werden sehen, daß am Licht erwachsene Pflanzen mit deutlich verschiedener Intensität geotropisch reagieren, je nachdem ihre Dorsal- oder Ventralseite nach oben gekehrt wurde.

Die typischen Pflanzen besitzen, wie schon eingangs erwähnt wurde, sichelförmig gekrümmte Blätter, was besonders auffallend an den am Ende des Stämmchens inserierten Blättern zu sehen ist. Doch variiert die Stärke dieser Einkrümmung sehr bedeutend, es

gibt auch Pflanzen, deren Blätter radiär stehen und kaum oder nur an ihrer Spitze eingekrümmt sind, andere besitzen wieder sehr stark gekrümmte Blätter (vgl. auch Velenovsky, 1897, p. 117). Betrachtet man das Stämmchenende von oben, so sieht man, daß die Blätter nicht in einer Ebene gekrümmt sind, da ihre Basalteile vom Stengel radial abstehen. Nur an der Ventralseite sind die Blätter bei stark dorsiventralen Pflanzen schon von der Basis ab sichelförmig gekrümmt, so daß häufig der basale Blattteil dem Stämmchen dicht angedrückt erscheint, obzwar auch dies ziemlich selten vorkommt.

Es hätte keinen Sinn, die verschiedenen Grade der Dorsiventralität zu beschreiben. Soviel kann man jedoch schon in der Natur beobachten, daß dieselbe mit den Beleuchtungsverhältnissen zusammenhängt. Erstens sind die Blätter immer in der Richtung gekrümmt, in welcher sie vom stärksten Licht getroffen werden. Der Grad der Ausbildung der Dorsiventralität hängt mit dem Grad der Einseitigkeit der Beleuchtung zusammen. Je ausschließlicher die Pflanzen einseitig beleuchtet werden, desto stärker ist die Dorsiventralität ausgeprägt, wobei es sich natürlich um schräg von oben einfallendes Licht (also um Vorderlicht) handelt. Fällt das stärkste Licht von oben auf die Pflanze (zB. mitten im Walde), so sind die Stämmchen häufig radiär gestaltet, die Blätter sind gar nicht oder fast gar nicht einseitig gekrümmt. Daß schon sehr geringe Differenzen in der Richtung des stärksten Lichtes ausschlaggebend sind, kann besonders im Walde mit unebenem Boden erkannt werden. An einem kleinen Hügel kann zB. derselbe Rasen an den entgegengesetzten Abhängen in entgegengesetzter Richtung ausgeprägte Dorsiventralität aufweisen. Ja dasselbe läßt sich auch an Rasen sehen, die hügelförmig — etwa nach der Art von *Leucobryum album* — auf ebenem Boden wachsen.

Daß diese, auf Grund der Beobachtung in der Natur gezogenen Schlußfolgerungen richtig sind, beweisen Experimente, zu welchen *Dicranum* sehr geeignet ist. Bringt man *Dicranum* aus der Natur und kultiviert es unter Glasglocken am einseitigen Licht, so bekommt man nach einiger Zeit Pflanzen, bei welchen schließlich alle neu entstehenden Blätter zur Lichtquelle gekrümmt sind und dies geschieht mit größter Gesetzmäßigkeit, mochte die ursprüngliche Dorsiventralität eine beliebige Lage zur Richtung des einfallenden Lichtes eingenommen haben. Somit läßt sich die Dorsiventralität durch eine Veränderung der Beleuchtungsrichtung leicht verändern,

zB. umkehren. Die Umkehrung der Dorsiventralität ist von diesen Umänderungen am markantesten und ich will dieselbe daher eingehender beschreiben.

Pflanzen, welche vertikal zum Licht gekehrt gestellt werden, brauchen zu einer vollständigen Orientierung der Blätter, also zur Umkehrung der Dorsiventralität bei guter Beleuchtung und einer Temperatur von 17—20° C. ungefähr einen Monat. Zunächst bemerkt man, daß sich der terminale Blattschopf an seiner Basis ein wenig zur Lichtquelle krümmt, seine Spitze ist jedoch in der Richtung der ursprünglichen Dorsiventralität gekrümmt (Fig. 24 *a*). Einige Tage lang lockern sich aus dem terminalen Blattschopf noch Blätter heraus, die rein im Sinne der ursprünglichen Dorsiventralität gekrümmt sind (Fig. 25 *x*). Hierauf erscheinen die aus dieser Terminalknospe sich herauslockernden Blätter an ihrer Basis in der Richtung der ursprünglichen, an ihrer Spitze in der Richtung der neuen Beleuchtung gekrümmt, die weiteren sind dann umgekehrt gekrümmt (Fig. 24 *b*). Zuweilen erscheinen an diesen Übergangspartien Blätter, die fast radiär sehr schwach von dem Stengel abstehen und keine sichelförmige Krümmung aufweisen. Erst dann folgen Blätter, welche rein sichelförmig zum Licht gekrümmt sind, doch kann noch immer der Blattschopf eine schwache Krümmung im Sinne der ursprünglichen Dorsiventralität zeigen (Fig. 24 *c*). Schließlich verliert sich auch diese Krümmung und die Dorsiventralität ist umgekehrt (Fig. 24 *d*).

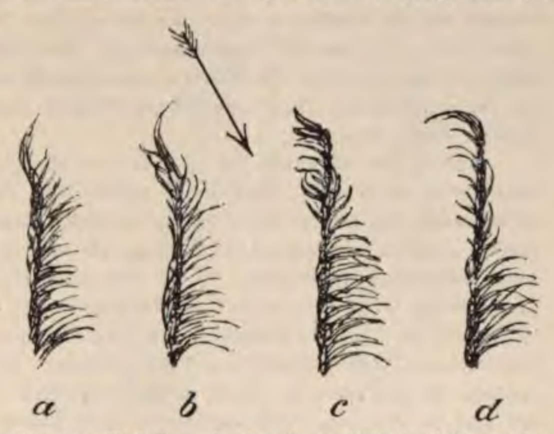


Fig. 24. Umkehren der Dorsiventralität durch das Licht bei *Dicranum scoparium*.

Dieser Prozeß kann bei verschiedenen Individuen in einigen Einzelheiten verschieden verlaufen und zwar auch, was die Geschwindigkeit des ganzen Prozesses betrifft.

Versuch 31. Am 17. 2. 1906 wurden Pflanzen von *Dicranum scoparium* aus der Natur gebracht und in die Lage *f* gestellt. Am 6. 3. weisen die meisten Pflanzen das in Fig. 24 *a* dargestellte Stadium auf, einige auch schon das Stadium *b*. Am 10. 3.

weisen die schwächeren Stämmchen das Stadium *c*, die stärkeren das Stadium *b* (Fig. 24) auf. Auf diesem verharrten die starken Individuen bis zum 12. 3., wo einige schwache Pflanzen nur noch eine schwache Krümmung im Sinne der ursprünglichen Dorsiventralität zeigten. Am 18. 3. befinden sich alle starken Pflanzen im Stadium *c*, die schwächsten (etwa 30% von allen Stämmchen) sind schon völlig den neuen Beleuchtungsverhältnissen angepaßt. Am 28. 3. sind alle Pflanzen vollkommen nach der neuen Beleuchtung gestaltet. Am 24. 3. wurden einige Pflanzen bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet (Fig. 25—27). Man kann an ihnen ziemlich verschiedene Verhältnisse beobachten, es wurde ja schon hervorgehoben, daß sich verschiedene Individuen in Einzelheiten des Vorganges unterscheiden können.

Versuch 32. Aus der Natur gebrachte Pflanzen wurden am 3. 3. 1905 auf einen Klinostaten mit vertikaler Achse vertikal gestellt oder horizontal gelegt. Die Pflanzen wuchsen vertikal aufwärts, zunächst eine Zeitlang (etwa bis zum 20. 3.) in der ursprünglichen Form, bloß daß die Einseitswendigkeit ihrer Blätter nicht so auffallend war. Später wurden sie radiär, die Blätter standen allseitig vom Stengel ab. Am 5. 5. war von der ursprünglichen Dorsiventralität der Pflanzen keine Spur mehr vorhanden. Der Zuwachs betrug etwa 3 cm.

Andere Pflanzen wurden am 3. 3. dauernd einseitiger Beleuchtung ausgesetzt und zwar wurden sie in die 6 Lagen (*a*—*f*) gegeben. Es wuchsen bei einigen die Stammspitzen weiter, bei anderen nicht, dagegen entstanden Seitensprosse. Alle Sprosse wuchsen vertikal aufwärts, sie zeigen keine Torsion, die Dorsiventralität richtet sich nach den neuen Beleuchtungsverhältnissen, bei den Seitenzweigen gleich von ihrer Basis an. Am 31. 3. wurden einige Pflanzen mit der Ventralseite zum Licht gekehrt. Schon am 3. 4. ist deutlich der terminale Blattschopf zum Licht gekrümmt, am 10. 4. sind schon einige ausgewachsene Blätter definitiv zum Licht gekrümmt. Während des weiteren Wachstums erscheint die Dorsiventralität immer weniger ausgeprägt, was besonders darin hervortritt, daß auch an der vom Lichte abgekehrten Seite Blätter vom Stengel abstehen. Aber immer sind zum Licht mehr Blätter gekrümmt als zur entgegengesetzten Seite. Am 5. 5. sind die Pflanzen in ihren jüngsten Teilen fast radiär beschaffen. Dasselbe gilt von Pflanzen, die vom 3. 3. an dauernd einseitigem Licht wuchsen. Ursprünglich war die Dorsiventralität typisch ausgeprägt, allmählich wurde sie unregelmäßig, bis sie bei zahlreichen Pflanzen ganz verwischt wurde. Ursprünglich wuchsen alle Pflanzen vertikal aufwärts, später (und zwar eben zur Zeit, wo ihre Blätter weniger regelmäßig angeordnet erschienen) neigten sie sich leicht zum Licht, obzwar die Beleuchtungsverhältnisse keineswegs absichtlich verändert wurden und das Licht eher stärker wurde. Die Zuwächse der Pflanzen betrugen vom 3. 3. bis 5. 5. 1,5—3,3 cm (durchschnittlich 2,5 cm).

Versuch 33. Am 3. 3. wurden aus der Natur geholte Pflanzen in verschiedenen Lagen in schwaches Licht gebracht; sie wurden nämlich in einem mit einem nach Norden gekehrten Fenster versehenen Zimmer 4 m vom Fenster entfernt gestellt. Sowohl die ursprünglichen Stammspitzen, als auch die zu 2 oder 3 an den Stämmchen entstandenen Seitenzweige wuchsen stark positiv heliotropisch geneigt (sie schlossen mit der Vertikale einen Winkel von ungefähr 35° ein). Sie sind spärlich beblättert, die Blätter sind nur 1,5 bis 2 mm lang. Doch sind alle deutlich zum Licht gekrümmt, so daß die Dorsiventralität stark ausgeprägt ist. Am 5. 5. betrugen die Zuwächse durchschnittlich 1,2 cm, ihre Dorsiventralität war noch gut erhalten.

Merkwürdig ist die Erscheinung, daß die während der Umprägung der Dorsiventralität ihre definitive Lage einnehmenden

Blätter an ihrer Basis und Spitze in entgegengesetztem Sinne gekrümmt sein können. So sieht man in Fig. 27 Blätter *(x)*, deren Basis in der Richtung der ursprünglichen Dorsiventralität, die Spitze jedoch nach den neuen Beleuchtungsverhältnissen gekrümmt ist. Andere Blätter können in gerade entgegengesetztem Sinne gekrümmt sein (Fig. 26 *y*). Offenbar wirkten da auf die Basis und Spitze der betreffenden Blätter simultan oder sukzessive die Einflüsse der ursprünglichen und der neuen Beleuchtung. Wir werden zu dieser Erscheinung noch zurückkehren.



Fig. 25—27. Die Umkehrung der Dorsiventralität bei *Dicranum scoparium*. Vergr. 8 : 1.

Es liegt auf der Hand, die eben besprochenen Blattkrümmungen für einfache positiv heliotropische Reaktionen zu erklären, welche zB. den von Wiesner (1882, p. 48) festgestellten sichelförmigen Krümmungen der Laubblätter analog wären.

Zwei Umstände scheinen gegen diese Deutung zu sprechen. Erstens sind die Blätter bei einseitiger Beleuchtung häufig so stark gekrümmt, daß sie einen Halbkreis bilden (Fig. 28), ihre Spitze ist

also bedeutend über die Richtung der Lichtstrahlen hinausgekrümmt. Diese Krümmung findet jedoch in der vertikalen Einfallsebene des Lichtes statt und alle Blätter sind zum Licht gewendet. Es könnte zwar angenommen werden, daß es sich um eine einfache Überkrümmung eines positiv heliotropischen Organes handelt, aber die Blattkrümmung nimmt bis zum Einstellen ihres Wachstums zu, oder sie verbleibt wenigstens auf gleicher Stufe, welcher Umstand einigermaßen befremdend ist. Aber da die heliotropische Induktion, soweit man nach Klinostatenversuchen urteilen kann, bei *Dicranum* ungemein lange andauert, so ist auch eine lange Nachwirkung bei der Krümmung jedes einzelnen Blattes begreiflich, die sich in einer starken, nicht zurückgehenden Nachwirkung äußert.

Zweitens scheinen gegen die Annahme einer einfachen positiv heliotropischen Krümmung der *Dicranum*-Blätter die Versuche zu sprechen, wo am Klinostaten mit vertikaler Achse als auch im Dunkeln die heranwachsenden Blätter eine Zeitlang in derselben Richtung gekrümmt waren, wie bei dauernd einseitiger Beleuchtung. Es könnte daher auch sein, daß die Krümmung den Blättern seitens des Stengels induziert wird. Diese letztere Anschauung ist jedoch nicht richtig.



Fig. 28. Ein Seitenzweig von *Dicranum scoparium* mit stark heliotropisch überkrümmten Blättern. Vergr. 9 : 1.

Erstens läßt sich nachweisen, daß Blätter ganz selbständig positiv heliotropische Krümmungen auszuführen vermögen. Es wurden zB. einen Monat lang im Dunkeln gewachsene Pflanzen, welche einen allmählichen Übergang von dem normalen in den etiolierten Teil aufwiesen, einseitiger Beleuchtung ausgesetzt, so daß die Ventralseite dem Licht zugekehrt war. Schon nach 2 Tagen war an den Blättern des etiolierten Teiles eine deutliche positiv heliotropische Krümmung zu beobachten (Fig. 29). Da diese Krümmung in einer gerade entgegengesetzten Richtung erfolgt als jene, welche vor der Verdunkelung durch das Licht induziert wurde, und da auf eine so schnelle Umkehrung der Dorsiventralität des Stengels nicht zu denken ist, so wird man wohl dieselbe als selbständig von den Blättern ausgeführt auffassen dürfen. Außerdem wird die Dorsiventralität durch veränderte Beleuchtung bloß an den neu zugewachsenen Partien umgeprägt, hier erscheint die Blattkrümmung in Teilen, die mehrere Millimeter vom Scheitel entfernt sind. Es ist daher kaum daran

zu zweifeln, daß die Blätter selbst positiv heliotropische Krümmungen auszuführen imstande sind.

Sowohl am Klinostaten mit vertikaler Achse als auch im Dunkeln nehmen die Stämmchen schließlich eine radiäre Beschaffenheit an. Diese Tatsache hat mich auf den Gedanken gebracht, daß unter diesen Bedingungen eine Einseitswendigkeit nur jene Blätter zeigen, welche unter dem Einfluß der ursprünglichen einseitigen Beleuchtung angelegt wurden. Durch dieselbe wurde ihnen eine heliotropische Reaktion induziert, die sie auch dann ausführen, wenn auf sie kein oder ein allseitig gleichmäßiges Licht einwirkt. Blätter, welche erst unter diesen neuen Bedingungen angelegt werden, dürften dann keine Einseitswendigkeit aufweisen.



Fig. 29. Etioliertes und dann einseitig beleuchtetes Stämmchen von *Dicranum scoparium*. Vergr. 12 : 1.

Die Zahl der am Klinostaten heranwachsenden und sich einseitig krümmenden Blätter müßte mit der Zahl jener übereinstimmen, welche in der Terminalknospe schon zu Beginn der Rotation angelegt waren. Die Blätter sind in der Endknospe radiär angeordnet (meist nach $^3/_8$), ich zählte am Querschnitt in dem ganzen terminalen Blattschopf samt den jüngsten Segmenten bei starken Pflanzen 20—22 Blätter und Blattanlagen. Bei schwachen Pflanzen betrug diese Zahl allerdings auch nur 12—15. Mit diesen Zahlen stimmt auch ungefähr die Zahl jener Blätter, die am Klinostaten oder im Dunkeln an den Zuwächsen eine Einseitswendigkeit zeigen, überein. Es waren dies bei starken Pflanzen (und nur diese wurden zu Kulturen im Finstern genommen) höchstens 20, am Klinostaten ebenfalls 20 Blätter, bei schwächeren, längere Zeit im Institut kultivierten Pflanzen häufig nur 8—11 Blätter. Aus diesen Erfahrungen schließe ich, daß die Blätter von *Dicranum scoparium* positiv heliotropisch sind, daß denselben durch einseitige Beleuchtung sehr früh die Reaktion induziert wird, die sie dann in der Tat auch auszuführen imstande sind, wenn der Reiz auf sie nicht mehr einwirkt. Ich muß ausdrücklich bemerken, daß ich mich in keinem Falle davon überzeugen konnte, daß das Stämmchen selbst den Blättern eine sichelförmige Krümmung ohne Mitwirkung des einseitigen Lichtes induzieren

könnte. Das erscheint mir auch kaum möglich zu sein, wenn man bedenkt, daß sich die Blätter selbst wie radiäre Organe verhalten, d. h. jede Seite kann an ihnen konvex resp. konkav werden. Wohl ist jedoch zuzugeben, daß die physiologisch dorsiventrale Achse tonisch die Blattkrümmung beeinflussen kann.

Bei Pflanzen, welche mit der Ventralseite zum Licht gekehrt wurden, zwingt die noch reaktionsfähigen Blätter der Lichtreiz zu einer in umgekehrter Richtung vor sich gehenden Krümmung. Doch wird diese Krümmung nur von einigen am Anfang der umgekehrten Reizung sich streckenden Blättern ausgeführt. Bei den folgenden krümmt sich ein Teil des Blattes im Sinne der ersten, ein anderer im Sinne der zweiten Induktion, schließlich wird die ursprüngliche Induktion völlig überwunden und die weiteren Blätter krümmen sich nur im Sinne der neuen Induktion.

Derartige Vorgänge beobachtet man aber nur an starken Pflanzen. Jene, welche eine längere Zeit im Institut gehalten wurden, wo sie in sehr feuchter Luft und bei ziemlich schwacher Beleuchtung wuchsen, verlieren allmählich die Fähigkeit, alle ihre Blätter heliotropisch zu orientieren, die Pflanzen können allmählich fast radiär (nie jedoch ganz radiär) werden. Ich habe unter diesen Bedingungen ein ganzes Jahr Pflanzen kultiviert und immer war an denselben noch die größte Zahl der Blätter zur Lichtquelle schwach sichelförmig gekrümmt. Natürlich wird die heliotropische Orientierung der Blätter desto stärker ausgedrückt erscheinen, je strenger die Pflanze einseitig beleuchtet wird, so daß bei relativ schwächerer aber strenger einseitiger Beleuchtung die Einseitswendigkeit der Blätter stärker auftreten kann als bei starker, aber mehr diffuser Beleuchtung.

Das Licht orientiert jedoch nicht nur die Blätter, sondern induziert auch eine gewisse Dorsiventralität dem Stengel selbst. Das ist ohne weiteres aus ihrem Verhalten gegenüber dem Licht, eventuell auch der Schwerkraft zu ersehen, wenn sie aus ihrer Ruhelage verschoben werden. Ich habe schon hervorgehoben, daß längere Zeit im Dunkeln wachsende Sprosse ungefähr gleich stark geotropisch reagieren, mögen sie horizontal mit der Dorsal- oder mit der Ventralseite nach oben gelegt worden sein. Hingegen traten bei am Licht erwachsenen Pflanzen deutliche Unterschiede in der Stärke ihrer Reaktion auf, je nachdem ihre dorsale oder ventrale Seite zum Erdmittelpunkt gekehrt war.

Versuch 34. Pflanzen, welche vertikal vom 18. 2. an einseitigem Licht im Institut wuchsen, wurden am 4. 4. 4 Uhr Nachm. horizontal ins Dunkel gelegt und zwar *a)* mit der Ventralseite, *b)* mit der Dorsalseite nach oben. Am 5. 4. 9½ Uhr Vorm. sind die Pflanzen *b* noch nicht, die *a* deutlich um etwa 30° nach oben gekrümmt. Nach 24 Std. erscheinen alle Pflanzen gleich stark, etwa um 80° nach oben gekrümmt. Am 7. 4. sind alle Stämmchen unter ihrer Spitze vertikal aufwärts gekrümmt. Der Versuch wurde mehrmals mit gleichem Resultate angestellt.

Wir sehen, daß Pflanzen, welche mit der Ventralseite nach oben horizontal im Dunkeln gelegt wurden, stärker geotropisch reagieren als die in umgekehrter Lage befindlichen Stämmchen. Sie verhalten sich also ähnlich wie *Fissidens*. Auch hier handelt es sich um eine rein geotropische Reaktion, denn analog wie bei *Fissidens* konnten auch bei *Dicranum* keine Anzeichen einer Epinastie beobachtet werden.

Weiter wurde die Frage untersucht, ob sich eine Dorsiventralität auch in bezug auf den Lichtreiz feststellen ließe.

Versuch 35. Es wurden am 6. 4. 9½ Uhr Vorm. Pflanzen, die vom 18. 2. an einseitigem starkem Licht wuchsen, horizontal in die 4 Lagen *a*—*d* gegeben. Am 7. 4. 9½ Uhr Vorm. sind die Pflanzen *a* gerade, *b* etwa um 30°, *c* etwa um 10°, *d* um 45° nach oben gekrümmt. Um 3¾ Uhr Nachm. sind die Pflanzen *a* etwa um 10°, *b* um 45°, *c* um 30°, *d* um 50° nach oben gekrümmt. Am 8. 4. 9¾ Uhr Vorm. sind die Stämmchen *a* etwa um 75°, *b* um 90°, *c* um 80°, *d* um 90—95° nach oben gekrümmt. Am 9. 4. 10 Uhr Vorm. sind die Pflanzen *a*, *b*, *d* vertikal aufgerichtet, *c* schwach zum Licht übergekrümmt. Am 10. 4. sind die Pflanzen *d*, *b* vertikal, *b* kaum merklich, *c* deutlich zum Licht übergekrümmt.

Es krümmen sich also anfangs rascher und stärker Stämmchen, die mit der Ventralseite nach oben gekehrt werden. Hieran wird wohl der Geotropismus beteiligt sein. Später erreichen alle Pflanzen die Vertikale, jene jedoch, die mit der Dorsalseite zum Licht gekehrt sind, krümmen sich schwach positiv heliotropisch, woran, wie ich meine, nur der Lichtreiz schuld sein kann. Es zeigt sich also auch in bezug auf den Lichtreiz ein schwacher Unterschied.

Die Unterschiede in der Größe der Krümmung sind nicht immer so gut ausgeprägt, wie in dem vorhin angeführten Versuche. So waren in einem anderen Versuche nach 24 Stunden am stärksten die Pflanzen *b* und *d*, schwächer und ungefähr gleich stark die Stämmchen *a* und *c* gekrümmt. Ein anderes Mal waren nach 24 Stunden die Pflanzen *b*, *c*, *d* etwa gleich stark, *a* viel schwächer gekrümmt. Die schwache Überkrümmung der Pflanzen aus der Lage *c* zum Licht trat sehr regelmäßig auf.

Viel deutlicher tritt eine Dorsiventralität in bezug auf den Lichtreiz bei etiolierten Pflanzen auf. Werden etiolierte Pflanzen

Über die
Verdickungsweise der Stämme von Palmen und Schraubenbäumen.

Von

Eduard Strasburger.

Mit Tafel III bis V.

Im Jahre 1886 machte A. W. Eichler der Akademie der Wissenschaften zu Berlin Mitteilungen „Über die Verdickungsweise der Palmenstämme“ [1]. Ein Stamm von *Cocos flexuosa* Mart., den Gewächshäusern des Berliner botanischen Gartens entnommen, lieferte das Untersuchungsmaterial. Der Stamm hatte eine Höhe von etwa 12 m erreicht. Sein Durchmesser betrug unten am Wurzelknoten 40 cm, 1 m oberhalb noch 31 cm. In 3 m Höhe hatte er sich bereits auf 14,5 cm verjüngt und wurde von da an allmählich dünner, bis daß er etwa 1 m unter dem Vegetationspunkte — es war das dicht unter der Insertion der ältesten noch vorhandenen Blattscheide — bloß noch 8 cm im Durchmesser zeigte. Das Ergebnis seiner Untersuchung konnte Eichler dahin zusammenfassen, daß bei *Cocos flexuosa* die Dickenzunahme des Stammes lediglich durch Erweiterung der Zellen des Grundgewebes und der Sklerenchymbelege der Gefäßbündel erfolge. Neubildung irgend welcher Gewebe finde bei diesem Dickenwachstum nicht statt. „Will man daher“ schließt Eichler, „wie das gewöhnlich geschieht, nur dann von Wachstum sprechen, wenn wirkliche Neubildungen damit verbunden sind, so ist diese Bezeichnung auf den Stamm von *Cocos flexuosa* nicht anwendbar“.

Dieselben Verhältnisse wie bei *Cocos* fand Eichler, der Hauptsache nach, bei *Phoenix spinosa* Thonn., *Pinanga costata* Bl. und verschiedenen anderen Palmen, die er lebend untersuchte, auch boten ihm die in Vergleich gezogenen toten Stämme nichts dar, was auf eine Abweichung im Verhalten hingedeutet hätte.

---

1) Sitzungsber. der Berl. Akad. d. Wiss., Bd. XXVIII, S. 501.

Das oberste Ende des von ihm untersuchten Stammes von *Cocos flexuosa* stellte mir Eichler zur Verfügung. Vom unteren Querschnitt bis zum Vegetationspunkte maß dieses Stück noch 60 cm Länge. Der untere Querschnitt hatte einen Durchmesser von 9 cm aufzuweisen, bei 14 cm Entfernung vom Vegetationspunkt noch 7 cm, bei 8 cm 6,5 cm, bei 3 cm 5 cm. Ich untersuchte die ganze Stammspitze eingehend und schilderte sie in meinem Buche: Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen[1]). Man kann dort Angaben über die Verteilung der Gefäßbündel im Querschnitt, ihren Bau je nach Entfernung von der Stammitte, die Verdickung ihrer Sklerenchymfaserbelege, über die getrennt verlaufenden Sklerenchymfaserstränge, die Ausbildung der Kieselkörper an ihnen und an den Belegen u. a. m. finden. Ich möchte zunächst auf diese älteren Schilderungen nur hinweisen, um weiter nach Bedarf auf sie zurückzukommen. — Über den Vegetationskegel des Stammes gab ich an, daß er in einer seichten Mulde lag und nur unbedeutend aus ihr vorsprang. Es kam ihm nur eine mikroskopische Größe zu, während die Weiterentwicklung der Achse gleich unter der jüngsten Blattanlage so bedeutende Maße zeigte, daß der Durchmesser des Stammes 2 cm tiefer bereits 4,5 cm betrug. Die Stammspitze von *Cocos flexuosa* stellt sich somit als stumpfer Kegel mit schwacher Einsenkung am Scheitel dar, aus welcher der kleine Vegetationskegel hinausragt.

Im Frühjahr 1896 teilte mir A. Borzi in Palermo mit, seine Untersuchungen hätten ergeben, daß bestimmte, besonders dick werdende Palmen mit einem Verdickungsring, ähnlich den Drachenbäumen, ausgestattet seien. A. Borzi stellte eine baldige Veröffentlichung seiner Untersuchungen in Aussicht. Ich nahm seine Mitteilung in die III. Auflage unseres Lehrbuchs der Botanik im Jahre 1898 auf. In der IV. Auflage des Lehrbuchs von 1900 verwies ich in der Anmerkung (68)[2]) auf Borzi, um so den brieflichen Anfragen zu begegnen, worauf ich meine Angabe über einen solchen Dickenzuwachs bei Palmen stütze. Im Jahre 1901 erschien in den Verhandlungen der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg[3]) eine Abhandlung von Max Barsickow über das sekundäre Dickenwachstum der Palmen in den Tropen, die für

1) 1891, S. 375 ff.
2) S. 117 u. 554.
3) N. F. Bd. XXXIV, S. 213.

mehrere von Eichler noch nicht untersuchte Arten ähnliche Vorgänge feststellte, wie er sie geschildert hatte. Das veranlaßte mich, vor Fertigstellung der V. Auflage unseres Lehrbuchs bei A. Borzi brieflich über den Gang seiner Untersuchungen anzufragen. Ich erhielt unter dem Datum 19. November 1901 die Antwort, daß ein ähnliches Wachstum, wie bei *Yucca*, *Aloe* usw., der *Washingtonia*, *Acanthophoenix Cunninghami*, *Kentia* und *Ptychosperma* zukomme und daß nur anderweitige Arbeiten und Verpflichtungen ihn an der Veröffentlichung seiner Untersuchungen hindern. Zugleich hatte Borzi die Güte, mir zwei Präparate von *Washingtonia filifera* und ein Präparat von *Kentia Forsteriana* zu senden, die mir das sekundäre Wachstum, wie er es annahm, zeigen sollten. In diesen Präparaten waren in der Tat unfertige Gefäßbündel in der Peripherie des Zentralzylinders zu sehen, innerhalb eines jugendlichen Gewebes, das an einzelnen Stellen eine deutliche Anordnung der Zellen in radialen Reihen vorführte. Solche Stellen schienen für einen regelrechten sekundären Zuwachs des Stammes zu sprechen, doch war andererseits auch manches im Bild so abweichend von dem, was die Dracaenen darbieten, daß ich mir ein abgeschlossenes Urteil über das Gesehene nicht bilden konnte.

Nur von der Untersuchung des gesamten Stammes einer jener Palmen, die durch starkes Dickenwachstum ausgezeichnet sind, so beispielsweise der *Washingtonia filifera* Wendl. durfte ich ein mich endgültig aufklärendes Ergebnis erwarten. Auf die Erlangung eines älteren Exemplars dieser Palme richtete ich daher meine Wünsche. Ich sprach sie dem bekannten, hochverdienten Pflanzenzüchter Ludwig Winter in Bordighera aus, als ich im letzten Frühjahr seinen herrlichen Palmengarten besuchte. Herr Winter bringt wissenschaftlichen Problemen ein so warmes Interesse entgegen, daß er mit seiner Antwort nicht einen Augenblick zögerte und mich veranlaßte, sofort die Wahl eines Exemplars unter einer Anzahl älterer Stämme zu treffen, die er zu Zwecken des Blattschnitts an einem Abhang des Gartens zog. Die von mir gewählte Pflanze war, wie Herr Winter hierauf in seinen Aussaatbüchern feststellte, 22 Jahre alt. Infolge des dichten Standes und wiederholten Blattschnittes hatten die Palmen des Abhanges nicht eine ihrem Alter ganz entsprechende Dicke erreicht. Das schönste und kräftigste Exemplar, das mir zur Verfügung gestellt wurde und alsbald nach Bonn gelangte, hatte immerhin an seiner dicksten Stelle 38 cm Durchmesser erreicht und maß mit Wedeln und Wurzeln 3,5 m

Länge. Ich ließ den Stamm sofort nach seiner Ankunft in Scheiben zerlegen, die zum Teil frisch untersucht wurden, zum Teil für späteres Studium in entsprechenden Stücken in Alkohol gelangten. Dem Herrn Ludwig Winter, der mit dieser Sendung eine wissenschaftliche Aufgabe so bereitwillig förderte, gebührt dafür an dieser Stelle ehrender Dank.

Der erste Querschnitt, den wir durch den Stamm geführt hatten, lag, wie sich alsbald zeigte, 5,4 cm unter dem Vegetationspunkt. Der Zentralzylinder wies an dieser Stelle bereits einen Durchmesser von 19 cm, die primäre Rinde eine Dicke von 1,75 cm auf. Wir stellten nun zunächst einen zweiten Querschnitt 12,5 cm höher her, und spalteten aus dem erhaltenen Stück in Richtung seiner Längsachse eine mittlere, etwa 6 cm dicke Platte heraus. Diese wurden dann annähernd median in zwei Längshälften zerlegt und so die Längsansicht gewonnen, die auf ein Drittel verkleinert, in Fig. 1, Taf. III abgebildet ist. Man denke sich dieses Bild in natürlicher Größe, um sich zu vergegenwärtigen, welch enormer Zuwachs sich hier innerhalb der meristematischen Gewebe sofort unter dem Vegetationspunkte vollzieht. Schon der Stammscheitel von *Cocos flexuosa* hatte mir einst imponiert, weil er 2 cm unterhalb des Vegetationspunktes 4,5 cm Durchmesser besaß; hier ist in gleicher Entfernung vom Vegetationspunkte ein Durchmesser von 19 cm bereits erreicht! Bei *Cocos flexuosa* waren hingegen 60 cm unter dem Vegetationspunkte erst 9 cm an Stammdurchmesser nachzuweisen. Eine Dickenzunahme, die bei *Cocos flexuosa* auf meterlange Strecken verteilt ist, vollzieht sich somit bei *Washingtonia filifera* unmittelbar unter dem Vegetationskegel. So läßt es sich dann auch leichter begreifen, daß der Stamm von *Washingtonia filifera* weiterhin einen so bedeutenden Umfang zu erlangen vermag.

Aus der einen Hälfte der Längsplatte, die den Vegetationspunkt zu enthalten schien, schnitten wir ein 6,5 cm breites und 5 cm hohes rechteckiges Stück heraus und härteten es in Alkoholessigsäure. Dann wurde dieses Stück in ein Gemisch von halb Alkohol und halb Glyzerin übergeführt und von ihm dann mit einem Mikrotom eine Anzahl 0,05 mm dicker Lamellen abgetragen. Eine dieser Lamellen schloß tatsächlich den Vegetationspunkt in sich ein. Sie gelangte durch absoluten Alkohol und Xylol in Kanadabalsam auf eine entsprechend große Glastafel, wo ihr mittlerer Teil mit einem Deckglas bedeckt wurde. Nach diesem Präparat ist unsere Fig. 2, Taf. III gezeichnet.

Schon die Fig. 1, Taf. III lehrte, daß der Stammscheitel von *Washingtonia filifera* einen stumpfen Kegel darstellt, mit muldenförmiger Einsenkung an der Spitze. Wie aus unserer Fig. 2, Taf. III, welche den mittleren Teil dieser Mulde bei 15facher Vergrößerung vorführt, zu ersehen ist, wölbt sich aus ihrer Mitte ein kleiner Vegetationskegel vor, der geradezu winzig im Vergleich zu dem mächtigen Stammscheitel erscheint. Am Grunde dieses Vegetationskegels sieht man die jüngste Blattanlage sich erheben.

Der etwa 0,33 mm hohe und an seiner Basis 0,66 mm breite Vegetationskegel zeigt den gewohnten Bau. Er wird von mantelförmigen Zellschichten aufgebaut, welche die übliche Unterscheidung von Dermatogen, Periblem und Plerom zulassen. Was in ihm zunächst vortritt, sind dementsprechend die periklinen Zellwände. Auf das einschichtige Dermatogen folgt in drei Mantelschichten das Periblem und umhüllt den in eigenen Initialen gipfelnden, etwa sechs Zellreihen breiten Pleromzylinder. In der Insertionshöhe der jüngsten Blattanlage stellt sich ganz unvermittelt eine Teilung durch Periklinen in allen Zellschichten des Periblems und Pleroms ein; nur das Dermatogen bleibt davon ausgeschlossen. Die Teilungen folgen in fast endloser Zahl aufeinander und verwandeln jede Zelle der ursprünglichen Mantelschichten in eine Zellreihe, welche rechtwinklig zu den früheren Periklinen orientiert erscheint. Dadurch werden die Periklinen sofort undeutlich, während die neuen Zellreihen sich als Antiklinen deutlich zeichnen. So entsteht das Bild, wie ich es in Fig. 2, Taf. III wiederzugeben bemüht war. Die Teilungen sind so ergiebig, daß sie zu einer Erhebung des Gewebes im Umkreis des Vegetationskegels führen und dieser inmitten einer Mulde zu stehen kommt. Die antiklinen Zellschichten stellen zunächst eine Schar konfokaler Parabeln vor. Mit zunehmender Entfernung vom Vegetationskegel, in dem Maße, als das Gewebe des Stammscheitels sich in seinem Umkreis zu erheben und gewissermaßen über ihm zusammenzuneigen beginnt, gehen sie in konfokale Ellipsen über. Das ist aus unserer Fig. 2, Taf. III annähernd zu ersehen. Augenscheinlich ist das Wachstum an der Außenseite aller der antiklinen Zellreihen etwas gefördert, so daß ihre Krümmung nach innen zunimmt. Bei stärkerer Vergrößerung lassen sich unschwer Stellen auffinden, welche auch weiterhin zeigen, daß die aufeinanderfolgenden Stücke der antiklinen Zellreihen aus verschiedenen periklinen Mantelschichten hervorgingen. Die antiklinen Zellreihen treffen, wie unsere Fig. 3, Taf. III

zeigt, an solchen Stellen nicht genau aufeinander. Es ist das eine Erscheinung ganz ähnlich jener, die J. C. Schoute[1]) für Etagenkambien beschreibt und auf die wir noch weiterhin werden zurückzukommen haben. Unsere Fig. 3 wurde einer Stelle der Fig. 2 entnommen, deren Antiklinen zur Basis des fünften Blattes an der rechten Seite des Präparats führten. Der fortgesetzten tangentialen Teilung von Zellen, die nur wenigen ursprünglichen Mantelschichten des Vegetationskegels angehörten, verdankt somit der ganze mächtige Stammscheitel von *Washingtonia filifera* seine Entstehung. Bei unserem Exemplar hatte in solcher Weise innerhalb einer Querschnittsebene, die den Vegetationskegel streift, der Stammscheitel schon einen Durchmesser von 16,8 cm erreicht. Wie unser Längsschnitt Fig. 2 lehrt, nimmt die Intensität der Zellteilungen in der mittleren Region des Stammes, etwa 1 mm tief unter dem Vegetationskegel schon bedeutend ab. Die Antiklinen werden dort hierauf undeutlich. Weiter nach unten breitet sich dieser innere Teil abgeschwächter Zellvermehrung rasch aus, während die ihn umhüllenden Zellschichten im früheren Tempo sich weiter teilen. So wird die Zone starker Tätigkeit immer weiter nach außen verschoben und erscheint nun als Verdickungsring oder Kambiumzylinder, wie er auch bei Monokotylen früheren Forschern schon aufgefallen war[2]). Er stellt somit tatsächlich eine Schicht des primären Meristems vor, welche in kräftiger Tätigkeit solange ausharrt, bis der volle Durchmesser des Stammscheitels erreicht ist. Die ganze sich hier zunächst abspielende Gewebebildung ist unter allen Umständen als eine primäre zu bezeichnen.

In einem 1903 veröffentlichten Aufsatz über die Stammbildung der Monokotyledonen erinnerte J. C. Schoute[3]) an eine Arbeit Hugo v. Mohls[4]), die schon im Jahre 1858 die spezifisch monokotyle Anordnung der Gefäßbündel, wie sie der Palmenstamm aufweist, auf das anhaltende Wachstum der eine große Ausdehnung erlangenden „Vegetationskegel" zurückführte. Hugo v. Mohl gibt

1) Über Zellteilungsvorgänge im Kambium. Verhand. d. Koninkl. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. Tweede Sectie Deel IX, No. 4, 1902.

2) Zuerst H. Karsten, Die Vegetationsorgane der Palmen, 1847, S. 13 ff. Die weitere Literatur bei J. C. Schoute, Die Stammbildung der Monokotylen, Flora, Bd. 92, 1903, S. 34, Anm. 1.

3) a. a. O. Flora 1903, S. 32.

4) Über die Kambiumschicht des Stammes der Phanerogamen und ihr Verhältnis zum Dickenwachstum derselben. Bot. Ztg. 1858, S. 185.

an[1]), daß auch bei Monokotylen, wie bei Dikotylen, das Gefäßbündel seiner ganzen Länge nach in einem Kegelmantel liege, der sich in den Kambiumzylinder fortsetze. Zugleich mit dem Gefäßbündel werde parenchymatoses Markgewebe gebildet und zwar auch nach der Oberfläche des Stammes zu, wodurch der sich stets erneuernde Kambiummantel vom Gefäßbündel weg gegen die Peripherie hinausgeschoben werde. Diese Zellgewebsproduktion außerhalb des Gefäßbündels sei in der Stammgegend, in welcher dessen unteres Ende liegt, beinahe oder völlig erloschen, nehme dagegen nach oben immer mehr zu, weshalb eine Untersuchung des erwachsenen Stammes das untere Ende der einzelnen Gefäßbündel „an der äußeren Grenze des Markparenchyms", den oberen Teil tief im Innern des Stammes zeige. Das oberste Ende jedes Gefäßbündels, welches schon in der Knospe mit einem Blatte in Verbindung stand, müsse in demselben Verhältnis, wie das Blatt bei der weiteren Entwicklung der Knospe aus dem Zentrum auf die zylindrische Peripherie des Stammes hinausgeschoben werde, dem Blatte folgen und einen mehr oder weniger horizontalen Verlauf von innen nach außen annehmen. Da sich nun der gleiche Prozeß in dem gegen die Peripherie weiter verschobenen Kambiumkegel wiederholt, so erkläre sich hieraus, daß die jüngeren Gefäßbündel, welche aus dem erweiterten Kambiummantel entstehen, getrennt von den älteren und weiter nach außen im Stamme verlaufen. Treten in das gleiche Blatt, wie das bei den Palmen häufig ist, sowohl früher als später gebildete Gefäßbündel ein, so werden, fährt Hugo v. Mohl fort, die jüngeren Bündel im erwachsenen Stamme an ihrer Umbiegungsstelle ins Blatt nicht so tief im Stamme versenkt sein wie die älteren.

J. C. Schoute weist darauf hin, wie richtig diese Hugo v. Mohlschen Angaben waren und wie sie eine einfache mechanische Erklärung für die den Palmen zukommende, bei Monokotylen so verbreitete Anordnung der Gefäßbündel brachten. — Die v. Mohlsche Schilderung steht auch im Einklang mit meinen Beobachtungen und läßt sich nun wohl auf Grund der Bilder, die ich hier beifüge, noch eingehender begründen.

Zunächst möchte ich aber an die Aufeinanderfolge erinnern, welche die Gefäßbündel eines Palmblattes bei ihrem Eintritt in den Stamm einhalten. Ich hatte seinerzeit dieses Verhalten ein-

1) a. a. O. S. 188.

gehend bei *Cocos flexuosa* studiert und fand nun bei *Washingtonia* die Übereinstimmung groß genug, um von einer nochmaligen überaus zeitraubenden Untersuchung abzusehen. Bei *Cocos flexuosa*[1]) läßt sich zunächst schon an Längsschnitten feststellen, daß, je stärker die eintretenden Blattbündel sind, um so größer der Bogen wird, den sie im Stamm beschreiben, um so bedeutender auch die Tiefe, bis zu der sie dort vordringen. Die stärksten Blattbündel erreichen fast die Stammitte; die schwächsten Blattbündel, sowie die getrennt verlaufenden Sklerenchymstränge des Blattes verbleiben an der Stammoberfläche. Dieser Verlauf wurde an einer ununterbrochenen Reihe von Querschnitten verfolgt, die 2,5 cm unter dem Vegetationskegel begannen und in einer Länge von 5 cm über zwei Stammglieder sich erstreckten. Diese Querschnitte zeigten, daß die Dicke der Gefäßbündel in der Blattscheide von innen nach außen abnimmt. Die Gefäßbündel treten um so später in den Stamm ein, je mehr sie der Unterseite der Blattscheide genähert sind. Mit zunehmender Entfernung von der Blattmediane erfährt der Gefäßbündeleintritt in den Stamm eine Verzögerung. Die der Unterseite der Blattscheide nächsten, sehr reduzierten Gefäßbündel dringen zunächst nicht bis in den Zentralzylinder des Stammes vor, laufen vielmehr abwärts in dessen Rinde. Gefäßbündelverschmelzungen kommen nur vereinzelt, gewissermaßen zufällig in den inneren Stammteilen vor, der eigentliche Ort ihrer Vereinigung ist die äußere Zone des Zentralzylinders. Auch die Rindenbündel treten nach längerem Verlauf schließlich aus der Rinde in die Peripherie des Zentralzylinders ein, um dort Anschluß zu finden. Die Sklerenchymfaserstränge des Zentralzylinders anastomosieren untereinander, so auch jene der Rinde; zwischen den Sklerenchymfasersträngen des Zentralzylinders und der Rinde sind ebenfalls Anastomosen vorhanden. Die starken Gefäßbündel, die der Stamm in seinem Innern aufweist, erfahren eine bedeutende Vereinfachung, bevor sie die Peripherie des Zentralzylinders erreichen und sich dort mit anderen, tieferen Regionen des Stammes angehörenden Gefäßbündeln vereinigen.

Die Einschränkung aller Gefäßbündelanschlüsse auf eine periphersche Zone des Zentralzylinders bei den Palmen erweckt die Vorstellung, daß auch der ihnen zukommende Typus des Gefäßbündelverlaufs aus einer ursprünglich ringförmigen Gefäßbündelanordnung seinen Anfang nahm. Die eigenartigen, sekundär er-

---

1) Leitungsbahnen, S. 382.

worbenen Wachstumsvorgänge im Stammscheitel haben erst eine Auseinanderschiebung der Verlaufsstrecken der nicht zu gleicher Zeit sich sondernden Gefäßbündelanlagen bewirkt. Wie der Vorgang sich in der Stammspitze tatsächlich vollzieht, läßt sich annähernd der Fig. 2 entnehmen, in die ich alle sichtbaren Gefäßbündelanlagen eingetragen habe. Freilich stieß ich mit Herstellung dieser Zeichnung auf einige Schwierigkeiten und mußte es aufgeben, die Gefäßbündelanlagen in sie als hellere Bänder, so wie sie bei der entsprechenden Vergrößerung sich zeigten, auf dunkler gehaltenem Grunde auszusparen, ich führte sie vielmehr als dunklere Streifen auf hellerem Grunde aus. Die zuerst sich aus dem Meristem sondernden, tiefere Prokambiumstränge fortsetzenden, helleren Streifen erkennt man in etwa 1 mm Entfernung unter dem Vegetationskegel; sie streben somit dem Orte der allerjüngsten Blattanlagen zu. Das Breitenwachstum des Stammscheitels rückt nun die Blattanlagen immer weiter nach außen fort und ihnen folgen, an ihren Enden sich verlängernd, die zugehörigen Blattspurstränge, den Weg einigermaßen einhaltend, den ihnen die Antiklinen weisen. Solche Blattspurstränge, die erst später in die Blattanlagen treten, werden auch später in dem Stammscheitel differenziert, so daß sie von Anfang an peripherischer liegen. Ihre Enden brauchen demgemäß auf weniger langen Strecken den jungen Blättern nach außen zu folgen. Sie beschreiben an ihrem Ende einen entsprechend flacheren Bogen. Die letzten Gefäßbündelanlagen endlich, die sich erst sondern, wenn das zugehörige Blatt annähernd die Peripherie des Stammscheitels erreicht hat, treten ohne stärkere Krümmung in dieses ein; ja die allerletzten Gefäßbündel verlassen sogar den Zentralzylinder, um innerhalb der Rinde auf kürzestem Wege in fast geradem Laufe in ihr Blatt zu gelangen. Doch da unsere Fig. 2 nur den mittleren Teil des Stammscheitels in sich faßt, so kann sie auch nur die stark ausbiegenden Gefäßbündelanlagen uns vorführen. Das Verhalten der weiter nach außen gelegenen Gefäßbündel ist einigermaßen aus der auf ein Drittel verkleinerten Fig. 1, Taf. III zu ersehen. Außerdem habe ich noch in ein Stammstück, das man sich unten rechts der Fig. 1 entnommen denke, in natürlicher Größe den Gefäßbündelverlauf eingetragen, wie er deutlich vortrat, als ich dieses Stammstück an der Luft eintrocknen ließ (Fig. 4, Taf. III).

Eine weitere Aufgabe der Untersuchung war es nun, zu entscheiden, ob zu jenen Geweben, vor allem Gefäßbündeln, die

primär im Stammkreis von *Washingtonia filifera* angelegt werden, neue hinzukommen, und wenn dies der Fall sein sollte, ob ihre Erzeugung als sekundärer Bildungsvorgang zu gelten habe und ob sie an dem Dickenzuwachs des Stammes beteiligt sei.

Wie wir zuvor schon festgestellt hatten, hören die antiklinen Zellteilungen im mittleren Teile des Stammscheitels alsbald auf. Die reihenweise Anordnung der Zellen verwischt sich dort, die zwischen den sich sondernden Prokambiumsträngen zurückbleibenden Grundgewebszellen werden nach und nach polygonal, sie bilden Intercellularen zwischen sich aus, ihr Stärkegehalt nimmt zu. Anders verhalten sich die mehr nach außen folgenden Gewebe, in welchen die Zellteilungen fortdauern, die Intercellularen noch fehlen und der Stärkegehalt rasch abnimmt. Die in der Peripherie des Zentralzylinders befindlichen Zellen bräunen sich an der Luft. Sie führen augenscheinlich oxydable Substanzen, durch welche ihre Farbenänderung veranlaßt wird. So kommt es, daß in Längsansichten des Stammscheitels, so wie in Fig. 1, Taf. III, die Grenze zwischen Zentralzylinder und primärer Rinde sich in braunem Umriß zeichnet. Verschiedenheiten der Struktur liegen an dieser Grenze im Stammscheitel nicht vor. Es setzen sich dort vielmehr die antiklinen Zellreihen aus dem Zentralzylinder bis in die Blattanlagen fort ohne Unterbrechung und erkennbare Änderung. In einiger Entfernung vom Scheitel werden die Verhältnisse anders, weil dort der Zentralzylinder in seiner Peripherie dicht zusammengedrängte Gefäßbündel führt, die Rinde sie hingegen in weit geringerer Zahl aufweist. Die Zellen des Pericykels fahren auch weiterhin fort, sich an der Luft zu bräunen, sind etwas stärkeärmer als das beiderseits angrenzende Gewebe und von weniger weiten Intercellularen durchsetzt. Auffallend ist der eigenartige Geruch, den jugendliche Gewebeteile dieser Palme verbreiten und den sie beim Liegen an der Luft in wenigen Tagen fast vollständig einbüßen.

Nunmehr seien vier in verschiedenen Höhen dem Stamme entnommene Querscheiben miteinander verglichen.

Die oberste dieser Querscheiben folgte auf das in Fig. 1 dargestellte Stammstück. Ihre Oberseite war 5,5 cm vom Vegetationspunkte entfernt. Mit Ausnahme der äußersten Rinde zeigte sie sich noch weich und saftig. Sie hatte einen Durchmesser von 22,5 cm aufzuweisen, wovon 19 cm dem Zentralzylinder gehörten. Ich suchte die Zahl der Gefäßbündel in $^1/_{16}$ Kreisausschnitt des Zentralzylinders zu bestimmen und gelangte dabei auf 2054. Der

genannte Zentralzylinder verfügte sonach über eine Gefäßbündelzahl, die annähernd 32864 betragen mußte. Hierauf wurden Flächenschnitte der Oberseite dieser Scheibe, von der Mitte gegen die Peripherie fortschreitend, entnommen und mikroskopisch untersucht. Von jedem dieser Schnitte stellte ich bei zwei verschiedenen Vergrößerungen mit der Zeichenkammer Bilder her und bestimmte genau ihre Vergrößerung. Die wirklichen Maße der einzelnen Bestandteile der Bilder konnte ich dann auf Grund der Zeichnung berechnen. Aus zahlreichen Messungen entnahm ich das Mittel, das hier anzuführen für meinen Zweck genügt. Auch beschränke ich mich darauf, um die Schilderung nicht überflüssigerweise mit Zahlen zu beladen, nur die Maße zu nennen, die mir die innersten und die äußersten Schnitte aus der Scheibe ergaben. — In den mittleren Teilen des Zentralzylinders war der seitliche Abstand der Gefäßbündel größer als in seiner Peripherie, ich zählte an ersterer Stelle rund 90 Gefäßbündel auf einen Quadratzentimeter, an letzterer annähernd doppelt so viel. Alle sklerenchymatischen Elemente in den inneren Teilen des Zentralzylinders, sowohl die der Gefäßbündelbelege als auch die der isolierten Stränge, die hier nicht eben zahlreich vertreten sind, fand ich noch unverdickt. An der Oberfläche der isolierten Stränge ließen sich die Kieselkörper[1]) bereits erkennen. Die parenchymatischen Grundgewebszellen zeigten sich mehr oder weniger abgerundet, hatten im Mittel einen Durchmesser von 0,05 mm erlangt. Die Intercellularen zeigten sich noch klein. Der mittlere Durchmesser der unverdickten Sklerenchymfasern ließ sich auf 0,016 mm berechnen, der radiale Durchmesser der ganzen Belege an den Gefäßbündeln auf etwa 0,2 mm, der Durchmesser der isoliert verlaufenden Stränge auf 0,06 mm. — In der Peripherie des Zentralzylinders weisen die aneinander gedrängten Gefäßbündel eine bedeutend geringere Dicke auf. Soweit größere Gefäßbündel sich in ihrer Gesellschaft befinden, stellen sie aus dem Innern des Zentralzylinders stammende, aufwärtsstrebende Gefäßbündel dar. Die große Masse der kleinen führt uns hingegen untere, reduzierte Gefäßbündelenden vor, die hier den Anschluß an andere Gefäßbündel finden. Die mittelgroßen Gefäßbündel in dieser Region sind als solche aufzufassen, deren ganze Bahn eine mehr oder weniger peripherische blieb. Die äußeren Grundgewebszellen stehen den im Stamminnern befindlichen an Größe etwas nach. Eine

1) Leitungsbahnen S. 367, dort die Literatur über diese Gebilde.

Verdickung der Sklerenchymfasern war auch in dieser äußeren Lage noch nicht erfolgt, dabei zeigten sich die Belege der Gefäßbündel doppelt so stark wie in den mittleren Stammteilen entwickelt. Die Ausbildung der Gefäße im Vasalteil der Gefäßbündel ist im ganzen genommen weiter als in den mittleren Teilen des Zentralzylinders fortgeschritten. Dabei erfährt der Gefäßteil keine solche Größenzunahme, die für unsere Berechnungen in Betracht käme. — Innerhalb der Rinde sinkt der Durchmesser der Grundgewebszellen auf etwa 0,03 mm. Die Gefäßbündel rücken dort sofort bedeutend auseinander, ihr Abstand wird mehrfach so groß als in den mittleren Stammteilen. Die isolierten Sklerenchymstränge treten in großer Zahl auf und zeigen sich in den äußeren Rindenteilen bereits verdickt. In der Peripherie des Zentralzylinders und so auch in der Rinde werden nicht allein die isolierten Sklerenchymstränge, sondern auch die sklerenchymatischen Belege der Gefäßbündel mit Kieselkörpern ausgestattet, eine Erscheinung, die mir ebenso bei *Cocos flexuosa* schon entgegengetreten war[1]). — Eine rasche Orientierung über die Verteilung der Gefäßbündel in der eben geschilderten Stammscheibe sollen uns die in *a* und *b* Fig. 5, Tafel III bei zweifacher Vergrößerung dargestellten Querschnitte gestatten, von denen *a* der Mitte des Zentralzylinders, *b* seiner Peripherie und der Rinde entnommen sind.

Die Oberseite der zweiten eingehender untersuchten Stammscheibe lag 40 cm vom Scheitel entfernt. Ihr Gesamtdurchmesser betrug 32 cm, von welchen 26 cm auf den Zentralzylinder und 3 cm im Umkreis auf die Rinde entfielen. Die Zahl der Gefäßbündel, die sich für 1 qcm der Oberseite dieser Scheibe ergab, schwankte um 50. In der Peripherie des Zentralzylinders verdoppelte sich diese Zahl. Die Parenchymzellen des Grundgewebes hatten in den mittleren Teilen bereits 0,1 mm Durchmesser erreicht, gegen 0,05 der ersten Querscheibe. Der Durchmesser der Sklerenchymfasern an den Gefäßbündeln zeigte sich von 0,016 auf 0,03 mm erhöht. Grundgewebszellen und Sklerenchymfasern waren somit noch einmal so weit wie zuvor. Die Feststellung dieser Tatsache eröffnete für sich allein somit die Möglichkeit, die Zunahme des Gesamtdurchmessers des Stammes von 22,5 cm auf 32 cm, auf das Wachstum seiner zuvor schon vorhandenen Zellen zurückzuführen. In den Gefäßbündelbelegen zeigten die dem Siebteil nächsten

1) Leitungsbahnen, S. 377, 378.

Sklerenchymfasern meist schon einen Beginn der Verdickung. Diese war bereits vollzogen in den isoliert verlaufenden Sklerenchymsträngen, deren Gesamtdurchmesser im Mittel ebenfalls eine Steigerung von 0,06 mm auf 0,12 mm aufzuweisen hatte. — In der Peripherie des Zentralzylinders ließ sich als Durchschnittswert für die Ausmaße der Grundgewebszellen 0,08 mm gewinnen. Die annähernd in demselben Verhältnis wie im Stamminnern vergrößerten Belege der Gefäßbündel zeigten sich zum Teil schon fertig gestellt, zum Teil nur erst verdickt in ihrem an den Siebteil zunächst grenzenden Teile, zum Teil auch noch ganz dünnwandig. — An zahlreichen Stellen ließen sich im Anschluß an äußerste ältere Gefäßbündel auch noch ganz unfertige jüngere auffinden. Eine Vermehrung der Grundgewebszellen des Pericykels hatte an solchen Stellen allem Anschein nach auch stattgefunden. Manche der unfertigen Gefäßbündelanlagen zeigten geneigten, selbst fast wagerechten Verlauf und man konnte ihren Anschluß an ältere Gefäßbündel feststellen. Augenscheinlich handelte es sich um Herde der Neubildung, die besondere Beachtung verdienten und daher auch eingehend studiert werden mußten. Ich komme auf sie zurück.

Der dritten Querscheibe, die dem Stamme in 82 cm Entfernung vom Scheitel entnommen war, kam ein Gesamtdurchmesser von 38 cm zu, wovon 32 cm Zentralzylinder und 3 cm im Umkreis Rinde. Inmitten des Stammes konnten hier durchschnittlich nur 30 Gefäßbündel im qcm abgezählt werden. In der Peripherie nahm ihre Zahl wieder entsprechend bis auf mehr als das Doppelte zu. Ein Durchschnittsmaß den Grundgewebszellen in dieser Querscheibe abzugewinnen, war noch weniger leicht als in der zuzweit besprochenen Scheibe, weil deren Gestalt noch mehr von der kugeligen abwich. Gestreckt elliptische Formen dominierten. In der Stammitte bestimmte ich ihren mittleren Durchmesser auf 0,13 mm zu 0,085 mm. Die Intercellularen zeigten sehr ungleiche Ausdehnung, manche hatten bedeutende Größe erreicht. Die Sklerenchymfasern der Belege und isolierten Stränge hatten wesentliche Erweiterung nicht mehr erfahren. Die Verdickung der Fasern in den Belegen war in der an die Siebröhren anschließenden Hälfte vollendet, hin und wieder auch schon über diese hinaus fortgeschritten. — In der Peripherie des Zentralzylinders betrug die Größe der Grundgewebszellen im Mittel 0,11 mm zu 0,8 mm. Im übrigen glichen die Bilder hier denen in der vorigen Stammscheibe. In demselben Verhältnis waren auch Bildungsstellen neuer peripherisch an-

schließender Gefäßbündel anzutreffen. Die Verdickung der Sklerenchymfasern zeigte sich hier an allen älteren Gefäßbündeln annähernd vollendet. — In der Rinde fiel die tangentiale Streckung der Rindenzellen noch mehr auf, bei annähernd unverändertem radialem Durchmesser.

Die in 101 cm vom Scheitel entnommene vierte Querscheibe hatte eine Abnahme des Gesamtdurchmessers gegen die vorige um 1 cm aufzuweisen. In den mittleren Teilen dieser Scheibe zählte ich im Durchschnitt 25 Gefäßbündel auf 1 qcm, in der Peripherie des Zentralzylinders 64. Die Abzählung der Gefäßbündel in einem $^1/_{16}$ Sektor ergab 1039. Dieses Resultat überraschte mich zunächst, gab es doch gegen die oberste Stammscheibe eine Verminderung der Gefäßbündel auf fast die Hälfte an. Das bestimmte mich zur Vornahme einer Zählung auch an der zweiten Querscheibe, die 40 cm vom Scheitel ablag. Hier fanden sich 1873 Gefäßbündel in einem $^1/_{16}$ Kreisausschnitt vor. Diese Zahl hatte also auf der 60 cm langen Strecke um annähernd 800 in einem solchen Sektor abgenommen. In dem nach oben folgenden 40 cm langen Stammstück brauchte nur noch eine Vermehrung um nicht ganz 200 Gefäßbündel zu erfolgen, damit die Zahl der ersten Querscheibe, die 5,5 cm unter dem Scheitel lag, erreicht werde. Ob die Blätter des voll erstarkten Stammes mehr Gefäßbündel an ihn abgeben, beziehungsweise von ihm erhalten oder ihre Spuren tiefer in den Stamm hinabreichen, muß ich dahingestellt lassen. Daß eine geringere Anzahl tiefer gelegener Gefäßbündel eine größere Zahl höher anschließender mit Nährwasser zu versorgen vermag, kann an sich nicht Wunder nehmen. War ich doch schon vor Zeiten in der Lage, mich davon zu überzeugen, wie bedeutend die Leitungsfähigkeit der Vasalteile der Gefäßbündel ist. Ich konnte feststellen, daß bei *Zea Mays* die ausgewachsenen Blätter noch wachsender Halme von ganz unfertigen Internodien getragen werden, in deren Gefäßteil nur die Primanen bereits ausgebildet sind[1]). Auch habe ich auf die ganz wesentliche Vereinfachung der Zusammensetzung hingewiesen, welche die Gefäßbündel in ihrem Abwärtslauf erfahren[2]). Trotz der Verengung, welche die Wasserbahnen in dieser Richtung aufweisen, genügen sie doch ihrer Aufgabe. Dieselbe Einschränkung der Wasserbahnen in ihrem Abwärtslauf ließ

---

1) Leitungsbahnen S. 357 ff.
2) a. a. O. S. 352.

sich für *Cocos flexuosa* sicherstellen[1]), so daß ich die Vermutung aussprechen konnte, daß die Wasserbahnen in ihrem erweiterten Teile nicht allein der Leitung dienen, sondern auch als Wasserbehälter fungieren. Auch nicht ohne Bedeutung erschien mir der weitere Nachweis, daß das für Leitung zu bedeutender Höhe bestimmte Gefäßbündelsystem von *Cocos flexuosa* sich in seinem Bau durchaus nicht von dem so kleiner Palmen wie *Chamaedorea* und auch nicht von jenem niedriger Gramineen unterscheidet.

Ich habe die Abnahme der Gefäßbündelzahl in der Abwärtsrichtung des Stammes nur in einem Exemplar von *Washingtonia* festgestellt, da mir nur ein solcher Stamm für die Untersuchung zur Verfügung stand. Es wird erwünscht sein, bei passender Gelegenheit solche Zählungen an anderen Stämmen zu wiederholen. Daß in dem mir vorliegenden Falle der Blattschnitt in Beziehung zu der konstatierten Erscheinung stehen sollte, dafür scheint mir zunächst kein triftiger Grund zu sprechen.

Aus den Gefäßbündelzählungen im Stamm unserer *Washingtonia* ging des weiteren hervor, daß eine anderweitige Zunahme der Gefäßbündelzahl durch etwaige Einschaltung neuer Gefäßbündel im Pericykel unter allen Umständen nur eine sehr geringe sein konnte, da sie in keiner Weise verhalf, die Abnahme der Gefäßbündelzahl in der Abwärtsrichtung des Stammes zu verdecken. Das gilt natürlich zunächst nur für Stämme, deren Durchmesser nicht jenen des von uns untersuchten Exemplars überschreitet. Unser Stamm hätte anderseits sicher, ohne Hinzufügung neuer Gefäßbündelanlagen, nur durch fortgesetzte weitere Vergrößerung seiner Zellen und Ausdehnung der Intercellularen zwischen diesen es wohl noch auf den doppelten des vorhandenen Umfangs bringen können. Alle Grundgewebszellen in seinem Zentralzylinder und in den inneren Teilen seiner Rinde zeigten sich noch unverholzt, somit der Größenzunahme fähig; verholzt waren sie nur im Bereich der äußeren rissigen Rinde. — Hinzugefügt sei noch, daß die Messungen der Grundgewebszellen in dieser Stammscheibe annähernd dieselben Zahlen wie in der dritten ergaben; wohl aber ließ sich eine nochmalige Vergrößerung der Zwischenzellräume, besonders in der Stammitte nachweisen. Die Verdickung der Sklerenchymfasern in den Gefäßbündelbelegen war in jenem Querschnitt entweder ihrem Abschluß nah oder schon vollendet. Verglichen mit den unverdickten Belegen der obersten

1) a. a. O. S. 383.

Stammscheibe, hatten die verdickten der untersten ungefähr den doppelten radialen und tangentialen Durchmesser erreicht. Bis an den Zentralzylinder heran zeigten sich auch alle Skleromstränge der Rinde verdickt, es sei denn, daß an Stellen, wo neue Gefäßbündel im Pericykel auftraten, auch ihre Neubildung in der angrenzenden Rinde erfolgte. — Die Zahl und Verteilung der Gefäßbündel in der vierten Stammscheibe unmittelbar zur Anschauung zu bringen, sind die mit *a* und *b* bezeichneten Abschnitte bestimmt, welche die Fig. 6, Taf. III vereinigt. Von diesen entstammt *a* wiederum der Mitte, *b* der Peripherie.

Um 6 cm tiefer als die Oberseite der vierten Querscheibe begann das unterste Stammstück, dessen eine Hälfte auf ein Drittel verkleinert uns die Fig. 7, Taf. III bringt. Der Gesamtdurchmesser des Querschnitts betrug an dieser Stelle nur noch 31,2 cm, die Dicke der Rinde hatte um 0,5 cm abgenommen.

Aus meinen bisherigen Angaben geht hervor, daß der Stamm der von mir untersuchten *Washingtonia filifera* seine immerhin schon ansehnliche Dicke ohne merkliches Zutun nachträglicher Neubildungen erreicht hatte. Auch ließ sich schlechterdings in allen Höhen dieses Stammes feststellen, daß ein sekundärer Zuwachs nach Art der Dracaenen nicht vorliege. Ein Kambiumring im Pericykel, wie ihn die Dracaenen haben, fehlt hier; eine gleichmäßige Anlage sekundärer Gewebe im Umkreis der primären geht somit auch dieser Palme ab. Dagegen waren lokalisierte Bildungsvorgänge im Pericykel nachzuweisen, die zur Vermehrung der Grundgewebszellen, der Anlage neuer Gefäßbündel und Sklerenchymfaserstränge an begrenzten Stellen führten. Querschnitte aus der Peripherie älterer Stammteile konnten somit Bilder darbieten, wie ein solches in unserer Fig. 11, Taf. IV zu sehen ist. Während in dieser Figur in je zwei rechts und links durch austretende Blattspurstränge markierten Abschnitten eine deutliche Grenze zwischen Zentralzylinder und Rinde sich nicht zeichnete, war eine solche in den zwei mittleren Abschnitten vorhanden. Sie verdankte ihre Entstehung einem Zellteilungsvorgang im Pericykel, der ein Meristem geliefert hatte, in welchem neue Gefäßbündelanlagen sich sonderten. Auch reichten Neubildungen in Gestalt von Prokambiumzügen und bereits Gefäße führenden Strängen zwischen die älteren Gefäßbündel hinein, an deren Vasalteil sie, wie das Bild es zeigt, anschlossen.

Erst nachdem ich sehr zahlreiche Zuwachsstellen eingehend untersucht hatte, konnte ich mir ein allgemeines Urteil über den ganzen Vorgang bilden. Da ich aus naheliegenden Gründen nach Übereinstimmungen mit Dracaenen zunächst suchte, kam ich erst allmählich auf den richtigen Weg der Lösung. Schließlich stellte es sich heraus, daß wo auch nur immer Neubildung im Pericykel von *Washingtonia filifera* sich einstellt, ihr Auftreten durch ein lokales Bedürfnis veranlaßt wird. — Dabei handelt es sich stets nur um Schaffung neuer Verbindungen zwischen schon vorhandenen Wasserbahnen, nicht um Bildung neuer Leitungssysteme. Die Ausgiebigkeit der Neubildung richtet sich nach dem Bedarf, ist zugleich aber bestimmend für die Art des Vorgangs. Eingeleitet wird dieser zwar stets durch Anlage von Folgemeristem aus dem ruhenden Pericykelgewebe, allein zu reihenweiser Anordnung der Teilungsprodukte, die den Eindruck eines Kambiums erwecken, kommt es nur dort, wo die Neubildung besonders kräftig ist. In Fig. 9, Taf. III stelle ich bei 20facher Vergrößerung einen Fall vor, in welchem es bei der Anlage von drei mittelstarken Gefäßbündeln und einer Anzahl auf den Gefäßteil beschränkter Kommissuren bleiben sollte. Aus dieser Veranlassung hatte ein aus mehreren Zellagen bestehender Pericykelstreifen die Zahl seiner Zellen durch tangentiale Teilungen vermehrt. Die Zellen erschienen tangential gestreckt, hatten ihren Stärkegehalt eingebüßt, traten mit hellbrauner Färbung im Bilde hervor, doch waren die Teilungen, die sie erfahren hatten, weder hinreichend ergiebig noch regelmäßig, um radiale Anordnungen irgend welcher Art bedingen zu können. An einzelnen Stellen in diesem meristematischem Gefäßbündelstreifen stellten sich dann entsprechende Zellteilungen ein, um Prokambiumstränge zu liefern. Diese erschienen um so jünger, je weiter sie nach außen lagen. Bei der schwachen Vergrößerung konnte ich sie in diesem Bilde nur andeuten. Neuer Zuwachs der Rinde wäre aus diesem Bildungsherd nicht hervorgegangen, vielmehr die ganze Bildungszone nach Vollendung der in Angriff genommenen Anlagen, in den Ruhezustand zurückgekehrt.

Anders in dem durch unsere Fig. 10, Taf. III vorgeführten Falle, in welchem eine kräftige Neubildung sich vollzog. Den Ausgangspunkt bildeten auch hier tangentiale Teilungen einer größeren Zahl aufeinanderfolgender Zellschichten des Pericykels. Diese Teilungen waren in jeder Zellschicht so zahlreich, daß sie zur Bildung sichtbar radialer Anordnungen führen mußten. Es wiederholte

sich hier somit in dem Folgemeristem genau das, was uns unter dem Vegetationskegel entgegentrat, als dort die periklinen Mantelschichten in antikline Zellreihen verwandelt wurden. Wie dort, erlischt auch in diesem Folgemeristem die Teilungsfähigkeit dieser Zellschichten allmählich in der Richtung von innen nach außen, um schließlich auch in der äußersten Zellschicht ganz aufzuhören. Die Anlage der Prokambiumstränge schreitet in derselben Richtung fort, ohne aber die äußersten Meristemschichten zu erreichen. Diese werden vielmehr bei so ergiebiger Neubildung der Rinde zugeteilt und in ihnen auch die Anlage neuer Sklerenchymfaserstränge vollzogen. Damit liegt ein Fall zweiseitiger Neubildung aus einem Kambium hier vor, ohne daß dieses zuvor sich zum Initialenkambium umgebildet hätte. Vielmehr stellt man beim Verfolg der radialen Zellreihen von innen nach außen fest, daß sie in diesem Kambium von Zeit zu Zeit auf andere solche Zellreihen überspringen. Es sind das dieselben Erscheinungen, wie wir sie für das primäre Meristem des Stammscheitels zuvor schilderten und in Fig. 3, Taf. III abgebildet haben. Dabei kann die Länge der radialen Zellreihen, die einer ursprünglichen Zellschicht entstammen, sehr verschieden sein. Im allgemeinen fand ich, daß die Energie der Teilungsvorgänge von innen nach außen abnimmt, die Zellreihen in dieser Richtung allmählich kürzer werden. Es bleibt somit das Kambium hier bis zuletzt in gewissem Sinne ein Etagenkambium. Würde es seine Tätigkeit mit der Bildung eines begrenzten Rindenzuwachses nicht abschließen, vielmehr dauernd zu zweiseitiger Zellbildung übergehen, so müßte es freilich, aus den neuerdings wieder von J. C. Schoute entwickelten Gründen[1]), in ein Initialenkambium sich verwandeln. — In dem Maße, als die sekundäre Kambiumtätigkeit nach außen rückt, verwischt sich auch bei diesem sekundären Vorgang, genau so wie im Stammscheitel, die radiale Anordnung der aus den innersten Zellschichten des Pericykels erzeugten Zellreihen. Daher mein Bild Fig. 10, Taf. III das kambiale Aussehen nur noch in der Peripherie des Zuwachses verrät. Auch die kräftigste lokale Neubildung fand ich aber bei meiner *Washingtonia* von sehr begrenzter Ausdehnung. In noch älteren Stämmen, als dem von mir untersuchten, mögen schließlich viele Orte von der Neubildung betroffen werden, doch ohne daß ich trotzdem glauben

1) Über Zellteilungsvorgänge im Kambium, Verh. der Konink. Akad. van Wetensch. te Amsterdam, Tweede Sectie, Deel IX, No. 4, 1902, S. 4 ff.; dort die ältere Literatur.

die Dilatation des Holzparenchyms entstandenen Verschiebungen auszugleichen“ [1]). Die physiologische Bedeutung des Vorgangs erblickt O. Warburg außer der Verstärkung des äußeren Holzringes in der Vermehrung der Leitungsbahnen. Es sei ferner nicht unwahrscheinlich, daß manche der inneren Gefäßbündel mit der Zeit durch Druck oder Zerrung infolge der Parenchymzunahme in ihrer Funktion geschädigt werden, so daß für einen Ersatz gesorgt werden müsse.

Dazu bemerkt J. C. Schoute [2]): „Zwar wird von O. Warburg in seiner Arbeit über die Pandaneen auch für diese monokotylen Bäume ein sekundäres Wachstum angegeben; wahrscheinlich liegt hier aber ein Irrtum vor. Wenn nämlich ein so starkes sekundäres Wachstum bei dem *Pandanus*-Stamm auftrat, so hätte sich auch die radiale Anordnung der Elemente zeigen müssen, welche aber nach den Zeichnungen Warburgs gänzlich fehlt. Auch sind die Gründe, auf die Warburg seine Annahme stützt, durchaus nicht zwingend“.

Es lag mir nahe, im Anschluß an *Washingtonia* auch *Pandanus* zu untersuchen; schien es doch nach den Angaben von O. Warburg, als wenn Übereinstimmungen im Verhalten mit *Washingtonia* hier bestehen könnten. Zwei alte Stämme von *Pandanus utilis* unseres botanischen Gartens, die abständig zu werden begannen, fanden so den besten Abschluß ihrer Existenz. Von beiden Stämmen ließ sich mit Bestimmtheit feststellen, daß sie sich seit mindestens 40 Jahren in unserem Garten in Kultur befanden.

Der erste der beiden Stämme zählte mit dem Blattschmuck seines Haupttriebes 4 m Höhe. Zwei Seitenäste, die ein halbes Meter unter dem Scheitel des Hauptstammes entsprangen, waren vor einigen Wochen durch Zufall abgebrochen und nicht mehr vorhanden. Ich untersuchte Querscheiben aus verschiedenen Höhen des Stammes. In $^1/_{16}$ Kreisausschnitt einer oberen Querscheibe, die 2,29 m über dem Boden dem Stamme entnommen war, betrug die Zahl der Gefäßbündel 408. Somit konnte diese ganze Querscheibe, die einen Durchmesser von 12,5 cm aufwies, 6528 Gefäßbündel enthalten. In einer Höhe von 1,23 m über dem Boden hatte der Durchmesser des Stammes 18,5 cm erreicht. Die Zählung der Gefäßbündel ergab für $^1/_{16}$ Kreisausschnitt 724, was für den

1) a. a. O. S. 10.

2) Die Stammesbildung der Monokotylen, Flora Bd. 92, 1903, S. 32.

ganzen Querschnitt 11584 bedeutete. Das war also ein Ergebnis, das zu den O. Warburgschen Angaben sehr gut stimmte.

Der zweite Stamm, der mir zur Untersuchung diente, hatte mit Blättern eine Höhe von 3,70 m erreicht. Außer dem Terminalsproß, der seit einiger Zeit erkrankt war, führte er, $^1/_2$ m unter diesem, zwei Seitenäste. Eine in 2,22 m über dem Boden diesem Stamm entnommene Querscheibe, deren Durchmesser 10,7 cm betrug, besaß in $^1/_{16}$ Kreisausschnitt 312 Gefäßbündel, im ganzen somit 4992. In 1,7 m über dem Boden hatte der Stamm 13,75 cm im Durchmesser. Hier gab es in $^1/_{16}$ Kreisausschnitt 524 Gefäßbündel, in dem ganzen Querschnitt daher an 8384. Also eine ganz ähnliche Zunahme der Zahl wie im ersten Stamm. Auf die äußerste Tangente des $^1/_{16}$ Kreisausschnitts kamen in der oberen Querscheibe dieses Stammes 23, in der unteren 32 Gefäßbündel.

Ein besonderer Zufall hatte somit die Warburgschen Zählungen nicht beeinflußt: meine beiden Stämme von *Pandanus utilis* verhielten sich so wie sein Stamm von *Pandanus furcatus*. Es unterlag daher keinem Zweifel mehr, daß mit der Dickenzunahme der *Pandanus*-Stämme eine Vermehrung ihrer Gefäßbündelzahl verbunden ist. Auch zeigt der Vergleich der aus verschiedenen Höhen entnommenen Querschnitte, daß, wie es Warburg ebenfalls schon angab, diese Vermehrung die kleinen peripherischen Gefäßbündel trifft. Warburg fiel es auf, daß diese peripherischen kleineren Gefäßbündel „oft ziemlich regelmäßig in Schrägzeilen voreinander stehen; im oberen Querschnitt des *Pandanus furcatus* bestanden diese Zeilen aus 3—4 Gliedern, im unteren aus 6—7“.

Bei der mikroskopischen Untersuchung des ersten Stammes stieß ich zunächst fortdauernd auf negative Resultate: ein Verdickungsring nach Art der Dracaenen war im Pericykel des Zentralzylinders nicht zu finden. Ich begegnete dort aber auch nicht jenen unfertigen Gefäßbündeln, die sich Warburg darboten: ein oder mehrere fast bei jedem Querschnitt. Da war es denn nur zu begreiflich, daß den älteren Forschern eine Neubildung von Gefäßbündeln bei den Pandaneen entging. Daß ich im Pericykel zunächst auch nicht die Warburgschen jungen Anlagen, vielmehr nur fertige Gefäßbündel sah, suchte ich mir aus der sehr langsamen Dickenzunahme der *Pandanus*-Stämme zu erklären. Hatte doch an unseren Exemplaren in ca. 40 Jahren noch nicht einmal eine Verdopplung der Gefäßbündelzahl stattgefunden.

Die Querschnitte durch den zweiten Stamm klärten mich dann über den ganzen Wachstumsvorgang auf und was nun festgestellt wurde, ließ sich hierauf auch bei dem ersten der beiden Stämme alsbald auffinden.

Besonders lehrreich erwies sich jene Querscheibe des zweiten Stammes, die ihm in einer Höhe von 1,7 m entnommen worden war. Schon dem bloßen Auge fiel es auf, daß die äußere Grenze im Zentralzylinder, die durch die zusammengedrängten kleinen Gefäßbündel sonst markiert wird, an manchen Stellen verwischt erschien. Man sah auch wohl von peripherischen Gefäßbündeln gebildete Schrägzeilen nach solchen Stellen konvergieren. Wir haben es versucht, ein Stück dieser Stammscheibe in natürlicher Größe zu photographieren und verstärkten dann, soweit sich dies als nötig erwies, die Gefäßbündel im Bilde mit weißer Deckfarbe. Nach dieser verbesserten Photographie ist die Fig. 17, Taf. IV hergestellt. Die linke Hälfte dieser Figur führt uns in der Peripherie des Zentralzylinders eine dunkel erscheinende Bildungszone von verhältnismäßig bedeutender seitlicher Ausdehnung vor. Ein Stück der zugehörigen radialen, ebenfalls in natürlicher Größe entworfenen Seitenansicht (Fig. 18, Taf. IV) lehrt, daß diese Bildungsstätte vom Querschnitt an noch etwa 2 cm abwärts reichte. Sie keilte sich allmählich nach unten aus, wie sie auch nach allen Rändern an Stärke abnahm. Das zeigt uns das Bild Fig. 17 für ihren rechten Rand. Mit Heranziehung des nächst höher gelegenen Stammstücks ließ sich feststellen, daß der Gesamtumriß dieser Bildungsstätte ein annähernd kreisförmiger war. In ihrer Mitte erreichte sie ihre größte Dicke, wölbte sich aber nicht stark genug vor, um auch äußerlich am Stamm als Erhöhung aufzufallen. Doch können ähnliche Bildungsorte auch stärker vorspringen, so daß sie sich am Stamm deutlich markieren. Sind sie seitlich nur wenig ausgedehnt, so sieht man in ihnen auf Querschnitten die von den hinzugekommenen Gefäßbündeln gebildeten Schrägzeilen stark bogenförmig zusammenneigen. Die Stärke und Ausdehnung der Neubildung ist verschieden und richtet sich augenscheinlich auch hier wie bei Palmen ganz nach dem vorhandenen Bedürfnis.

Die bei 15facher Vergrößerung hergestellte Fig. 19, Taf. IV der Zuwachszone von Fig. 17, Taf. IV, nach einem Querschnitt, der dem stärksten Teile dieser letzteren entnommen war, zeigt die Aufeinanderfolge der neu erzeugten Gefäßbündelanlagen und ihre sofort deutliche Anordnung in Schrägzeilen. Diese Gefäßbündel waren

noch unfertig, die äußersten in ihrer Ausbildung noch weniger weit als die inneren fortgeschritten, der Vorgang der Neubildung als solcher aber schon vollendet und jede radiale Anordnung in den Geweben bereits verwischt. Die abgerundeten Grundgewebszellen gingen ohne merkliche Unterbrechung aus dem Zentralzylinder in die Rinde über und nur die äußersten Gefäßbündelanlagen markierten eine Grenze. So auch erschien das Rindengewebe reicher an Raphidenbündeln. — Als Unterschied gegen *Washingtonia* mußte es gleich auffallen, daß die Gefäßbündelanlagen, wenn auch von geringem Durchmesser, sich doch mit allen ihren Bestandteilen ausgestattet zeigten. Sie führten einige Gefäße, gelegentlich nur ein einziges Gefäß, und entbehrten nicht des Siebteils. Außerdem erschien ihre Zahl wesentlich größer als wir gewohnt waren sie in den Neubildungen von *Washingtonia* anzutreffen. Augenscheinlich kam *Pandanus* eine bedeutendere Fähigkeit nachträglicher Gewebebildung zu. Doch zeigte sich diese Gewebebildung ebenso lokalisiert wie bei *Washingtonia.* Auch konnte sie an einzelnen Stellen ebenso schwach wie dort bleiben. Es mögen wohl bereits ablaufende und besonders schwache Neubildungen gewesen sein, die O. Warburg an dem von ihm untersuchten *Pandanus*-Stamm entgegentraten.

Entsprechend der abnehmenden Dicke der in Fig. 17, Taf. IV dargestellten Zuwachszone an ihren Seitenwänden sank dort auch die Zahl der neu erzeugten Anlagen. Ebenso keilte sich der Zuwachs an seinem unteren und oberen Rande aus, weil dort nacheinander die eingeschalteten Gefäßbündel einwärts bogen, um Anschluß an ältere Gefäßbündel zu finden. Unsere Fig. 20, Taf. V führt, bei etwas über zweifacher Vergrößerung, im radialen, der linken Seite des in Fig. 17 dargestellten Keiles entnommenen Längsschnitt eine Anzahl unterer Anschlüsse vor, auch zahlreiche Enden solcher Kommissuren, deren sonstiger Verlauf nicht in der Schnittebene lag. Die Anschlüsse reichen bei *Pandanus* viel tiefer als bei *Washingtonia* in den Zentralzylinder hinein und wird ihr Verlauf dort, wo sie weitere Strecken zurückzulegen haben, ein fast wagerechter. Die Zahl der Anschlüsse ist an Stellen eines stärkeren Zuwachses eine sehr große. Solche Anschlüsse fallen auf jeder radialen Längsansicht des Stammes auf, falls der Schnitt durch eine solche Stelle ging. Besonders lehrreich fand ich Mazerationspräparate, die ich gewann, indem ich das Grundgewebe an einzelnen Stellen des Stammes herausfaulen ließ. Ein peripherisches Stück einer solchen Stelle führt die Fig. 21, Taf. V in natürlicher Größe

vor. Die Rinde ist an der linken Seite des Bildes zu denken. Nach dieser Seite sind alle die Ergänzungsbündel gerichtet, die oft gedrängt, einzelnen der stärkeren inneren Gefäßbündel entspringen und an ihnen wie Zähne an einem Kamm erscheinen.

An jungen noch in voller Tätigkeit befindlichen Zuwachsstellen reihen sich die Zellen radial aneinander. Diese Anordnung fällt zunächst weniger auf als bei *Washingtonia*, weil die Zellen wesentlich kleiner und inhaltsreicher sind. In dem Maße, als die Bildungstätigkeit fortschreitet, rückt die Zone der Neuanlagen nach außen, während die reihenweise Anordnung in den inneren Teilen sich verwischt. Die Vorgänge sind im wesentlichen die nämlichen wie bei *Washingtonia*. Mehrere Zellschichten des Pericykels treten nacheinander in der Richtung von innen nach außen in Teilung ein. Sie verhalten sich also nach Art von Etagenkambium. Die gerade in stärkster Tätigkeit befindliche Meristemschicht, in der die jüngsten Gefäßbündelanlagen liegen, zeichnet sich in Alkoholpräparaten als brauner Streifen aus. Die bei 20facher Vergrößerung gezeichnete Fig. 22, Taf. V soll das auch hier veranschaulichen. Wie bei *Washingtonia* wird auch hier an Orten stärkeren Zuwachses Rindengewebe nach außen erzeugt und zwar auch hier nicht durch Übergang zum Initialkambium, sondern aus solchem Folgemeristem, das nächstäußeren Pericykelschichten entstammt. Neue Raphidenzellen und mit Kristallen belegte schwache Sklerenchymfaserstränge treten auch in der neuen Rinde auf. Rasch verwischen die radialen Zellenbahnen sich dann auch hier.

Die Anlage der Prokambiumstränge an den Zuwachsstellen habe ich bei *Pandanus* im einzelnen nicht verfolgt.

Unschwer ließ sich feststellen, daß auch die Korkbildung, durch welche *Pandanus* sich vor *Washingtonia* auszeichnet, durch Etagenkambium bewirkt wird. Nach J. C. Schoute[1]) kommt diese Art der Korkbildung den Monokotylen fast allgemein zu. Die Anlage des Phellogens erfolgte bei meinen beiden *Pandanus*-Stämmen erst in etwa 40 cm Entfernung vom Scheitel. Sie stellte in wechselnder Tiefe innerhalb der Rinde sich ein, so zwar, daß entweder nur wenige Zellagen oder auch dickere Zellschichten sie von der Epidermis trennten. In einer dem zweiten der beiden Stämme in 2 m Höhe entnommenen Querscheibe gingen die radialen Reihen der Korkzellen in andere Reihen nur einmal über (Fig. 23, Taf. V),

1) Über Zellteilungsvorgänge im Kambium, a. a. O. S. 47 ff.

eine andere 1,23 m hoch im ersten Stamm gelegene Scheibe zeigte diesen Wechsel zweimal. — Alle Korkzellen am Stamm von *Pandanus* bleiben dünnwandig und werden in den äußeren Lagen zusammengedrückt.

In dem ersten der beiden Stämme nahm ich Ausmessungen der Zellengröße vor. An einer Querscheibe, deren Oberseite 11 cm vom Vegetationspunkt entfernt lag und 11 cm Durchmesser hatte, waren in den mittleren Teilen die Grundgewebszellen durchschnittlich 0,055 mm groß, die Sklerenchymfasern der Gefäßbündelbelege zeigten eine mittlere Weite von 0,028 mm. So blieb es bis etwa 2 cm von der Oberfläche. Weiter nach außen sank die Größe der Grundgewebszellen auf 0,039 mm, der Sklerenchymfasern auf 0,022 mm. — Eine Stammscheibe von 18,5 cm Durchmesser, bei 1,17 m Entfernung vom Vegetationspunkte, wies in der Mitte durchschnittlich 0,083 mm große, also gegen die obere Querscheibe bedeutend vergrößerte Grundgewebszellen auf, während die Sklerenchymzellen sich nur wenig erweitert zeigten. So bis etwa 3 cm Entfernung von der Oberfläche; dann eine Verkleinerung der Grundgewebszellen bis auf etwa 0,058 mm. Die Rindenzellen der höher gelegenen Querscheibe waren im Mittel 0,03 mm, der tiefer dem Stamm entnommenen 0,044 mm.

Berücksichtigt man die von der ersten bis zur dritten Querscheibe in diesem *Pandanus*-Stamme erfolgte Vergrößerung der Grundgewebszellen des Zentralzylinders auf das anderthalbfache, so wird man finden, daß in der Tat nur noch eine bescheidene Aufgabe für die Folgemeristeme des Pericykels übrig blieb, um den Rest des Dickenzuwachses des Stammes zu bewirken. Sein Durchmesser hatte auf der etwas über 1 m langen Strecke von 11 auf 18,5 cm zugenommen und davon ließ sich an 5,5 cm auf die nachweisbare Vergrößerung der Grundgewebszellen zurückführen, so daß die Gesamtleistung der Meristeme sich auf etwa 1 cm Zuwachs im Umkreis beschränkte. Tatsächlich werden also auch im *Pandanus*-Stamm nur schon vorhandene Leitungsbahnen, wenn auch ergiebiger als bei *Washingtonia*, ergänzt, nicht wirklich neue Leitungsbahnen geschaffen und so kommt es, daß auch bei *Pandanus* für die Wurzeln die Veranlassung fehlt, neue Bahnen außerhalb der vorhandenen zu bilden. — In dem unteren Stammende, das zwischen den Stelzwurzeln sich rasch verjüngt, unterbleibt, soweit ich sehen konnte, jede nachträgliche Gefäßbündelergänzung.

Aus den Ergebnissen der mikroskopischen Untersuchung der Stammscheiben wäre hier einiges noch aufzunehmen. In der 11 cm

unter dem Vegetationspunkt entnommenen Querscheibe des ersten Stammes waren alle Gefäßbündel schon fertiggestellt, doch die Verdickung der Sklerenchymfasern in ihren Belegen nur in der Peripherie des Zentralzylinders vollzogen. Wie die Bildung der Kieselkörper an den Sklerenchymfasern der Palmen frühzeitig erfolgt, so treten auch hier in den kurzen Zellen, die in Zügen den Sklerenchymbelegen der Gefäßbündel und den isolierten Sklerenchymsträngen der Rinde folgen, die großen Einzelkristalle von Calciumoxalat auf, während die Sklerenchymfasern noch unverdickt sind. Die isolierten Sklerenchymfaserstränge zeigen sich bei *Pandanus* auf die Rinde beschränkt und nur schwach ausgebildet. Die Verdickung ihrer Wände vollzieht sich besonders früh. — Weiter abwärts im Stamme schreitet die Verdickung der Sklerenchymfaserbelege der Gefäßbündel von außen nach innen fort. Sie bleibt aber in allen Sklerenchymfasern des Zentralzylinders wie der Rinde verhältnismäßig gering, wenn man sie mit jener bei den Palmen vergleicht. Nur der untere sich verjüngende Stammteil macht hiervon eine Ausnahme. Dort werden selbst die Grundgewebszellen stark verdickt, während sie weiter hinauf dünnwandig bleiben. Auch die Verholzung der Sklerenchymfasern ist im Zentralzylinder, sein unteres Ende ausgenommen, nicht bedeutend, während die Sklerenchymstränge der Rinde stärker auf Holzsubstanzen reagieren. Die Grundgewebszellen zeigen im ganzen oberen Stamme nur Spuren von Verholzung, verholzen hingegen stark in dem unteren Stammende, ohne daß auch dort das Parenchym der Rinde sich an diesem Vorgang beteiligt. — Eigenartig ist das Verhalten des Rindenparenchyms an dicker werdenden Stammteilen. Um an den durch Tüpfel kommunizierenden Stellen nicht voneinander getrennt zu werden, verdicken in deren Umkreis die Zellen ihre Wandungen. So bekommt man an diesen Wandungen der Verdickung entsprechende Ringe und Ellipsen zu sehen. — Im gesamten Grundgewebe von *Pandanus utilis* sind zahlreiche Raphidenzellen zerstreut, mehr noch in der Rinde als im Zentralzylinder. In den inneren Teilen des Zentralzylinders etwas älterer Stammteile werden mit Luft erfüllte Kanäle gebildet, welche in welligem Verlauf zwischen den Gefäßbündeln der Längsrichtung des Stammes folgen. Sie haben schizogenen Ursprung, verdanken ihre Weite aber lysigenen Vorgängen. Sie sind demgemäß von desorganisiertem Gewebe ausgekleidet, unter welchen auch raphidenhaltige Zellen nicht fehlen. Ihre Ausbildung trägt, da sie auf Zerstörung von Gewebe beruht, somit

nicht merklich zur Stammerweiterung bei. — O. Warburg[1]) gibt für *Pandanus furcatus* an, daß dessen Stamm „zwei verschiedene Zonen von Gefäßbündeln“ führe, „eine periphere, aus wenigen ringförmigen Reihen zusammengesetzte, deren Bündel nur einen an der Innenseite liegenden, nach außen von dem Weichbast begrenzten und dann nebst dem letzteren von einem starken halbmondförmigen Sklerenchymfaserbelag umscheideten Gefäßteil besitzen und die bei weitem größere zentrale Zone, die aus bipolaren Gefäßbündeln besteht, die zwei, seltener drei, meist diametral entgegengesetzt liegende Gefäßteile aufweisen, beide nach innen zu von Weichbast begrenzt und durch einen starken bikonkaven Sklerenchymfaserteil zu annähernder Kreisform (im Querschnitt) ergänzt; *Freycinetia* besitzt sogar vielfach multipolare Gefäßbündel, d. i. solche mit 4 bis 6 Gefäßteilen, und demgemäß einen sternförmigen Sklerenchymfaserteil“. — Bei *Pandanus utilis* werden, wie ich fand, die peripherischen Teile des Zentralzylinders ebenfalls von einfach kollateralen Gefäßbündeln eingenommen, die ihr Gefäßteil mehr oder weniger radial nach innen orientieren. Bei etwa 2 cm Entfernung von der Oberfläche, in Querscheiben, die dem oberen Stammteil entnommen werden, bei etwa 3 cm in tieferen Stammabschnitten, stellen sich die Gefäßbündel mit zwei, auch wohl drei Gefäßteilen ein. Schreitet man weiter nach innen mit der Beobachtung fort, so sieht man die Zahl solcher Gefäßbündel wieder abnehmen und nur noch vereinzelt trifft man sie gegen die Stammmitte an[2]). Die mit mehreren Gefäßteilen ausgestatteten Gefäßbündel sind in der Tat zusammengesetzte, denn es läßt sich nachweisen, daß sie einer Vereinigung von Gefäßbündeln ihre Entstehung verdanken. Diese Vereinigung beschränkt sich auf eine Verschmelzung ihrer Sklerenchymfaserbelege, während die eigentlichen Cribrovasalteile getrennt bleiben und meist entgegengesetzte Orientierung aufweisen. Anders in der Peripherie des Zentralzylinders, wo ein Anschluß der Vasal- und Cribralteile der Gefäßbündel erfolgt und das obere tatsächlich an dem andern aufhört. Daß in den zusammengesetzten Gefäßbündeln, die in einiger Entfernung von der Oberfläche sich befinden, die Cribrovasalteile nach verschiedenen

---

1) a. a. O. S. 8.

2) Für Abbildungen der Gefäßbündelquerschnitte verweise ich auf die von O. Warburg a. a O. S. 9 reproduzierten Figuren von Ph. Van Tieghem, Recherches sur la structure des Aroidées, Ann. d. sc. nat. Bot., 5. sér. T. VI, 1866, Taf. 10, Text S. 195 ff.

Richtungen liegen, erleichtert den Anschluß der später zu bildenden, soweit ins Innere reichenden Gefäßbündelenden.

Mit dem eigenartigen Bau der Gefäßbündel in den *Pandanus*-Blättern hatte ich mich seinerzeit schon näher befaßt[1]) und kann hier darauf verweisen.

Auf den Bau der Wurzeln von *Pandanus* wäre hier überflüssig näher einzugehen. Dieser Bau ist hinlänglich bekannt und auch neuerdings wieder von Gust. Gillain[2]) und von O. Warburg[3]) behandelt worden. Ich stellte somit nur von neuem fest, daß auch die dicksten Stelzwurzeln von *Pandanus utilis* bei über 3 cm Durchmesser nicht die Spur eines sekundären Zuwachses zeigten. Die Verholzung aller Gewebe im Zentralzylinder dieser Wurzeln war eine sehr starke, die Rinde aber unverholzt, abgesehen von den Wänden der sie durchziehenden Sklerenchymfaserstränge. Die Oberfläche der Stelzwurzeln war mit Periderm bedeckt. Seine Bildung erfolgte nicht anders als am Stamm; doch hielt die Tätigkeit der ursprünglichen Initialen an, zum mindesten in den von mir beobachteten Fällen, so daß es ununterbrochene radiale Zellreihen waren, die sich durch die ganze Dicke der Korkschicht einseitig verfolgen ließen. Die Korkzellen sind auch hier dünnwandig, doch können vereinzelte verdickt werden. Lysigene Luftkanäle, die nach O. Warburg[3]) schizogenen Ursprung haben, durchziehen in der Längsrichtung die Rinde, der es auch nicht an Raphiden fehlt und an Einzelkristalle führenden Zellen, welche die Sklerenchymfaserstränge begleiten. O. Warburg[4]) gibt an, daß die Pandaneenwurzeln an vernarbten Wunden Neubildungen aufwiesen, die vom Pericykel (Perikambium) ausgehen und junge Gefäßbündelanlagen enthalten. Unter bestimmten Umständen vermag die Wurzel somit auch neue Leitungsbahnen stückweise einzuschalten, um die Leistungsfähigkeit der älteren herzustellen. An den nämlichen Orten kann für die verloren gegangene Endodermis ebenfalls Ersatz geschaffen werden.

Ihren Ursprung finden auch die Wurzeln der Pandaneen nach Ph. Van Tieghem und H. Douliot[5]) im Pericykel. Der Anschluß

1) Leitungsbahnen S. 418, dazu auch die Fig. 46, Taf. V.

2) Beiträge zur Anatomie der Palmen- und Pandanaceen-Wurzeln, Bot. Centralbl., Bd. LXXXIII, 1900, S. 337, 408.

3) a. a. O. S. 6.

4) a. a. O. S. 7.

5) Recherches comparatives etc. Ann. d. sc. nat. Bot., 7. sér., T. VIII, 1888, S. 508.

der Gefäßbündel der Luftwurzeln reichte in den von mir untersuchten Exemplaren über 2 cm tief in den Stamm hinein. Auf ihrem Wege zur Wurzel vollziehen sich in den Anschlußbündeln erst diese Trennungen der Teile und Lagenänderungen, welche ihren Bau und ihre Anordnung in dem Zentralzylinder der Wurzel veranlassen. Ihr im Stamm gewundener Verlauf, in welchem sie den Stammbündeln ausweichen, wird erst in der Wurzel selbst gradläufig. Auf Längsschnitten, welche durch die Mediane einer Wurzel und des Stammes führen, fällt der parallele Bündelverlauf der Wurzel im Gegensatz zu jenem des Stammes sofort in die Augen. Die Vorgänge, die sich an den Anschlußstellen vollziehen, stimmen sehr nahe mit den seiner Zeit von mir für *Zea Mays* beschriebenen überein, so daß ich auf sie hier verweise[1]).

Der Stammscheitel von *Pandanus utilis* stellt einen stumpfen Kegel dar, an dessen Spitze die muldenförmige Einsenkung fehlt, welche den Stammscheitel von *Washingtonia filifera* auszeichnete. Nur eine schwache, wenig ausgedehnte Vertiefung deutet die Stelle an, aus deren Mitte der flache Vegetationskegel sich erhebt. In Fig. 24, Taf. V ist die mediane Längsansicht des kräftigen Endtriebes des ersten der beiden von mir untersuchten Stämme dargestellt. Das Bild wurde ebenfalls auf ein Drittel verkleinert, um den unmittelbaren Vergleich mit unserem Bilde der *Washingtonia filifera* zu gestatten. Danach ergibt sich, daß der Stammscheitel von *Washingtonia* doch noch weit mächtiger als jener von *Pandanus utilis* ist. Wo jener einen Durchmesser von 22,5 cm zeigte, hatte dieser einen solchen von nur 11 cm aufzuweisen. Der abgebildete Sproßscheitel von *Pandanus* war der kräftigste unter den, die zu meiner Beobachtung gelangten. Der Terminalsproß des zweiten *Pandanus*-Stammes hatte nur 8 cm Durchmesser dort erreicht, wo der andere 11 cm zeigte. Die noch vorhandenen Blätter reichen kaum tiefer am Stammscheitel herab, als es in unserer Fig. 24, Taf. V der Fall ist; weiter hinab werden sie abgeworfen, was an ihrer etwas eingeschnürten Basis erfolgt, ohne daß eine besondere Trennungsschicht hier vorgebildet wäre; nur wird das Grundgewebe nach der Rinde zu von dieser Stelle aus kleinzelliger. — Der Gefäßbündelverlauf markiert sich für das bloße Auge an einer solchen medianen Stammscheitelansicht dahin, daß das äußere

1) Leitungsbahnen 1891, S. 356.

Drittel des Halbmessers von dünneren Gefäßbündeln eingenommen ist, die dicht gedrängt annähernd parallel zueinander und zur Stammoberfläche sich halten, hierauf eine schmälere Zone folgt, in welcher dickere Gefäßbündel wellig verlaufen und stark durcheinander gewunden erscheinen, endlich das Stamminnere starke Gefäßbündel in lockerer Verteilung zeigt. Von den inneren Bündeln biegen die oberen Enden nach außen und man kann sie stellenweise durch die äußeren Gefäßbündelzonen hindurch bis zur Rinde verfolgen. Nach abwärts verliert man ihre Spur in der verflochtenen Zwischenzone. Aus dieser sind sowohl bogenförmige Austritte nach oben als auch allmähliche Übergänge einzelner Stränge in die äußere Zone zu beobachten. In dem obersten Teile einer solchen Scheitelansicht kann das unbewaffnete Auge in einer an den Vegetationspunkt zunächst anschließenden, etwa 2,5 cm breiten und 1,5 cm tiefen Zone die einzelnen Gefäßbündel nicht mehr unterscheiden.

Von dem Vorhandensein stammeigener Gefäßbündel an der Außenseite des Zentralzylinders, welche Unger und Millardet für eine ganze Reihe monokotyler Pflanzenfamilien, darunter auch Palmen und Pandaneen angegeben hatten, konnte sich de Bary [1]) und neuerdings auch Warburg [2]) nicht überzeugen. Von de Bary werden die Pandaneen in dem Abschnitt behandelt, der mit „Modifikationen des Palmentypus" sich befaßt. Im Anschluß an ältere Schilderungen von Ph. Van Tieghem [3]) schließt de Bary die Pandaneen solchen Monokotylen an, deren „Blattspurstränge auf ihrem bogigen Verlaufe durch die Mitte des Zylinders, bevor sie die Peripherie desselben erreichen, sich an tiefer austretende ansetzen und mit diesen vereintläufig absteigen". Nach O. Warburg kann im *Pandanus*-Stamm von einer Anordnung der Gefäßbündel nach dem bekannten Palmenschema nicht die Rede sein [4]). Innerhalb der relativ dicken und merkwürdig flachen Vegetationsspitze laufen seinen Angaben nach, die Gefäßbündelanlagen in wirrem Durcheinander und bilden nur an der Basis der ineinander geschachtelten Blattscheiden regelmäßige Reihen, um als solche in letztere zu treten. Verästelungen sind in der Scheitelregion zu

1) Vergleichende Anatomie usw. 1877, S. 274, dort auch die ältere Literatur.

2) a. a. O., S. 8.

3) Recherches sur la structure des Aroidées, Ann. d. sc. nat. Bot., 5. sér., Bd. 6, 1866, S. 195.

4) a. a. O., S. 7.

finden, aber nicht sehr zahlreich. Manche Gefäßbündel ziehen von außen fast ins Zentrum des Vegetationskegels, aber auch dies ohne Regelmäßigkeit, so daß keine Rede davon sein kann, „daß die Blattspuren sämtlich zuerst bis in den innersten Teil der Zweige verlaufen". „Im Gegenteil, und das wird auch durch den fertigen Stamm bestätigt, verlieren sich die meisten Blattspuren, nachdem sie wenige der äußeren Gefäßbündelreihen durchsetzt haben, indem sie sich an andere Gefäßbündel ansetzen".

Auch bei Palmen ist es ja nur eine begrenzte Anzahl von Gefäßbündeln, die bis gegen die Mitte des Stammes sich verfolgen läßt. Es sind das die stärksten, zuerst aus den Blättern in den Stamm eintretenden Gefäßbündel. Die späteren Gefäßbündel dringen im Verhältnis immer weniger tief ein und die letzten, schwächsten bleiben in der Peripherie. *Pandanus utilis* verhält sich in dieser Beziehung nicht wesentlich anders. Was aber dem Gesamtbild seines Gefäßbündelsystems schließlich einen abweichenden Ausdruck verleiht, ist der gewundene Abwärtslauf seiner Gefäßbündel, den nur die schwachen äußeren nicht zeigen, und die sich alsbald einstellenden Vereinigungen der inneren Gefäßbündel zu den zusammengesetzten Strängen. Die von der Mitte des Stammes entfernten, sowohl einfachen als auch zusammengesetzten Gefäßbündel sind näher zusammengedrängt; sie winden sich durcheinander und erscheinen dem bloßen Auge wie ein Geflecht. Da dieses Geflecht auch noch von den oberen Enden innerer Gefäßbündel durchsetzt wird, die nach außen streben, so erhöht das den Eindruck eines Gewirrs. Dieses wird in älteren Stammteilen endlich noch dadurch gesteigert, daß in dieser Region die Ergänzungsbündel mit ihren Enden ansetzen. Die Wahl dieser Zone auch für den späteren Ansatz erklärt sich daraus, daß in ihr tatsächlich die meisten Verschmelzungen der primären Gefäßbündel bei *Pandanus* sich vollziehen, ohne daß solche Gefäßbündel, wie bei den Palmen, weiter nach außen gelangen. Immerhin nähern sich aber auch einzelne Bündel aus dieser Region in dem unteren Teile ihres Verlaufs allmählich der Peripherie des Geflechts, um aus ihm endlich in die nächst äußere Zone der annähernd parallel laufenden Gefäßbündel einzutreten. Der Umstand, daß die meisten inneren Gefäßbündel die Peripherie des Zentralzylinders im *Pandanus*-Stamm nicht erreichen, bringt es mit sich, daß die späteren Ergänzungsbündel um so viel tiefer als bei den Palmen in das Gefäßbündelsystem hineingreifen müssen.

Alle meine an dem frischen Objekt und an Alkoholmaterial über den Gefäßbündelverlauf gesammelten Erfahrungen ergänzte ich, indem ich mir die schon einmal erwähnten Mazerationspräparate herstellte.

Wie die oberste Scheitelpartie des Stammes von *Washingtonia*, so habe ich auch jene von *Pandanus utilis* bei 15facher Vergrößerung dargestellt (Fig. 25, Taf. V). Es fehlt bei *Pandanus* die Mulde, aus welcher der Vegetationskegel von *Washingtonia* entspringt; die Fläche, aus der er hier sich erhebt, erscheint kaum merklich vertieft. Der Vegetationskegel von *Pandanus* ist flacher als jener von *Washingtonia*, weniger hoch, doch breiter. Die üblichen Mantelschichten lassen sich in ihm unterscheiden, wobei gegen acht der über den Scheitel laufenden Schichten dem Periblem zuzusprechen waren. Seine Zellen sind dort verhältnismäßig breit, doch niedrig. Sofort unter der jüngsten Blattanlage beginnt das starke Breitenwachstum des Stammscheitels. Es erfolgt auch hier auf Grund tangentialer Teilungen in allen Mantelschichten, die der Vegetationskegel lieferte. Doch folgen bei *Pandanus* die Teilungen nicht so regelmäßig aufeinander wie bei *Washingtonia*, so daß sich antikline Zellreihen schwächer markieren. Auch sind die Teilungen weniger ergiebig, so daß die einzelnen Zellen viel stärker als bei *Washingtonia* in radialer Richtung gestreckt erscheinen. So weit der Verlauf der Antiklinen sich erkennen ließ, wurde er in unsere Fig. 25, Taf. V eingetragen. Gegen die Peripherie hin treten sie deutlicher hervor. Es sind wie bei *Washingtonia* zunächst konfokale Parabeln, auf welche konfokale Ellipsen folgen. Beide sind flacher als bei *Washingtonia*, wie der Vergleich unserer Fig. 2, Taf. III und 25, Taf. V lehrt. Die zuerst sich sondernden, in den mittleren Teilen des Stammes gelegenen Gefäßbündel folgen mit ihren oberen Enden den vom Vegetationspunkt sich entfernenden Blattanlagen und schlagen ähnliche Richtungen wie die Antiklinen ein. In den mittleren Teilen des Stammscheitels verwischt die ursprüngliche Anordnung der Zellen sich in dem Maße, als sie polygonal werden. In der Peripherie, wo die Antiklinen deutlich bleiben, sind die aneinandergereihten Zellen in antikliner Richtung kürzer, in perikliner etwas gestreckt. In nach außen fortschreitender Reihenfolge stellen sich Gefäßbündelanlagen ein, die mehr oder weniger periklinen Verlauf einhalten. Die nächste Umgebung des Vegetationskegels ist, wie er selbst, frei von Raphiden; weiterhin erfolgt ihre Bildung sehr reichlich.

Ich konnte das wertvolle Material nicht beiseite legen, ohne den Versuch zu machen, mir ein eigenes Urteil über den Ursprung der eigenartigen schraubigen Anordnung der Blätter zu bilden, die diesen Gewächsen den Namen Schraubenbäume verschafft hat. Die Blätter stehen bekanntlich in drei gewundenen Längsreihen, deren Zustandekommen von S. Schwendener und K. Schumann in verschiedener Weise gedeutet wird. Nach Schwendener[1]) entstehen die Blätter am Vegetationspunkt in drei radialen Gradzeilen von genau oder von annähernd 120° und erlangen ihre endgültige Stellung erst nachträglich dadurch, daß aus mechanischen Ursachen Torsionen der Achse eintreten, welche die Divergenzwinkel der Blätter vergrößern. — Von K. Schumann sind diese Angaben bestritten worden[2]); er suchte zu beweisen, daß den Blättern von *Pandanus* schon bei der Anlage die später sichtbaren höheren Divergenzwinkel zukommen. Die auf Querschnitten sich darbietende Anordnung der jungen, noch ineinander geschachtelten Blätter in drei radialen Gradzeilen sei nur scheinbar und dadurch veranlaßt, daß die jungen Blätter als weiche Gebilde sich den älteren von innen anschließen und daher oberhalb ihrer Ansatzstelle in eine Zwangslage geraten, aus der sie erst befreit werden, wenn sie sich auseinanderbiegen. — Auch O. Warburg[3]) meint, daß eine spätere Torsion bei *Pandanus* anzunehmen nicht nötig sei, da beim Freilegen der Blattanlagen, auch der innersten, sich eine Spirale markiere, die der Grundspirale der erwachsenen Blätter einigermaßen zu entsprechen scheint.

Die Scheitel der beiden Seitenäste des zweiten *Pandanus*-Stammes, der zur Untersuchung diente, wurden entsprechend zurechtgeschnitten, in Alkohol gehärtet und hierauf mit einem Mikrotom in 25 Tausendstel Millimeter dicke Lamellen zerlegt. Bevor jeder folgende Mikrotomschnitt zur Ausführung gelangte, wurde die Oberfläche des Objekts mit Kollodium überstrichen und auf dessen Erstarrung gewartet. So konnten die Schnitte unversehrt vom Messer auf entsprechend große Stücke japanisches Seidenpapier verschoben und mit diesem in Alkohol gelegt werden. Ich durchmusterte weiterhin alle Schnitte bei schwacher Vergrößerung, über-

---

1) Zur Kenntnis der Blattstellungen in gewundenen Zeilen, Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., Physik.-math. Kl., Bd. XXXVIII, 1894, S. 964.

2) Morphologische Studien, Heft I 1892, S. 6 und 30 und Heft II 1899, S, 228. Hierauf wieder eine Antwort von Schwendener, die Schumannschen Einwände gegen meine Theorie der Blattstellung, Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., Bd. L, 1899, S. 895.

3) a. a. O., S. 3.

trug eine Anzahl auf Objektträger, wo sie, in Glyzerin mit Deckglas bedeckt, untersucht wurden. Der Rest ließ sich auf den Seidenpapierstücken eintrocknen. — Da die von Schwendener veröffentlichten Querschnittbilder von *Pandanus utilis*[1]) durchaus zutreffend sind, meine Figuren aber so schon viel Raum beanspruchen, so verzichte ich hier auf die Veröffentlichung entsprechender Bilder. Das, wonach ich vor allem suchte, waren überhaupt nicht die bereits bekannten Dinge, vielmehr etwaige anatomische Strukturen, aus denen sich Stützen für eine Torsion der Achse oder gegen eine solche würden gewinnen lassen. Derartige Strukturen glaube ich nun in der Tat gefunden zu haben. Da der Stamm an seiner Spitze eine leichte Vertiefung zeigt, so gehen die Querschnitte, bevor sie den Vegetationspunkt erreichen, bereits durch umgebendes Stammgewebe. Sie führen dort die Längsansicht derjenigen Prokambiumstränge vor, die in periklinem Verlauf annähernd parallel der Oberfläche des kegelförmigen Stammscheitels folgen. Die nächsten Querschnitte legen größere Strecken des Verlaufs dieser Gefäßbündel frei und werden dadurch noch lehrreicher. Andererseits enthalten sie nicht mehr die Ansatzstellen der Blattanlagen, die unmittelbar die Richtung der Schrägzeilen zur Anschauung bringen. Daher ich das in Fig. 26, Taf. V dargestellte Bild zunächst nach jenem Querschnitt entworfen habe, der den Vegetationspunkt und die Stellung der jüngsten Blattanlagen zeigte und den Gefäßbündelverlauf dann nach sechs weiteren Querschnitten ergänzte, die somit bei 0,025 mm Dicke zusammen 0,15 mm tief in den Stammscheitel hineinreichten. Jedes Lupenbild zeigte unmittelbar durch die Ablenkung seiner Gefäßbündel an, daß eine Torsion der Achse tatsächlich erfolgte. Statt radialen Verlaufs hatte man einen bogenförmigen vor Augen mit gleichsinniger Vorwölbung in Richtung der Drehung. Diese vollzog sich am stärksten innerhalb einer Zone, die etwa um ein Drittel des Halbmessers von der Oberfläche der Achse entfernt lag. Das ist späterhin ungefähr auch die Zone, in welcher die Gefäßbündel die dichteste Verflechtung zeigen und die meisten Verbindungen eingehen. — Somit führt meine Untersuchung zu dem Ergebnis, daß Schwendener Recht hat und daß die ursprünglich in drei Gradzeilen angelegten Blätter der Pandaneen weiterhin durch Torsion der Achse in drei Schrägzeilen zu stehen kommen. Ob, wie Schwendener es will, die aus dem Blattwachstum sich ergebenden Bedingungen erst mechanisch der Stammachse

1) a. a. O., 1894, Taf. V, Fig. 3 u. 4.

die Torsion aufzwingen oder ob es um erblich fixierte Vorgänge sich handelt, die aus inneren Ursachen in Erscheinung treten, will ich dahingestellt lassen. Sicherlich bringt es der betreffenden Pflanze einen Vorteil, daß ihre Blätter nicht in drei Gradzeilen verharren, um bei ihrer dichten Aufeinanderfolge sich gegenseitig zu decken, sondern infolge ihrer fächerartigen Verschiebung sich im Lichtgenuß weit weniger behindern. Im völlig ausgewachsenen Zustand bildeten die aufeinander folgenden Blätter unseres Exemplars in jeder Schrägzeile Winkel von annähernd 11°, was somit für die Blattspirale Divergenzwinkel von etwa 123,66° bedeutete.

Wie des näheren bei O. Warburg zu vergleichen ist[1]), kann bei den Axillarsprossen die Richtung der Blattspiralen häufig entgegengesetzt als bei den Hauptsprossen sein. Auch ist die Stärke der Drehung bei Stämmen derselben Art innerhalb bestimmter Grenzen verschieden, was seit Alexander Braun[2]) zur Aufzählung verschiedener der $^1/_3$-Blattstellung sich nähernder Blattstellungen bei diesen Pflanzen geführt hat. Unter den zahlreichen *Pandanus*-Stämmen in einem der großen Gewächshäuser der Kew Gardens zeigte ein *Pandanus furcatus* und *Pandanus Lais* nur sehr schwache, ein *Pandanus tenuifolius* besonders starke Drehung. Die verschiedenen Stämme von *Pandanus utilis* wiesen dort, wie in unserem botanischen Garten ziemliche Verschiedenheiten in dem Grade der Drehung auf, was an sich bereits auch schon dafür spricht, daß es sich wirklich um eine Torsion bei $^1/_3$-Anordnung und nicht um verschiedene Blattstellungen bei diesen Pflanzen handelt.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1—16 *Washingtonia filifera.*

Tafel III.

Fig. 1. Mediane Längsansicht des Stammscheitels in $^1/_2$ natürlicher Größe.

Fig. 2. Der Vegetationskegel und die angrenzenden Teile des Stammscheitels im Längsschnitt, dem vorhergehenden Stammstück entnommen. Vergr. 15.

Fig. 3. Der Anschluß antikliner Zellreihen, die aus verschiedenen periklinen Zellschichten hervorgingen, aus Fig. 2. Vergr. 200.

Fig. 4. Ein der Fig. 1 rechts unten entnommenes Stammstück mit eingetragenem Gefäßbündelverlauf bei natürlicher Größe.

Fig. 5. Ausgedehntere Querschnitte der 5,5 cm unter dem Vegetationskegel gelegenen Stammscheibe entnommen. *a* aus der Mitte des Zentralzylinders, *b* aus der Peripherie des Zentralzylinders und aus der Rinde. Vergr. 2.

---

1) a. a. O., S. 4.

2) Vgl. Untersuch. über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen, 1831, S. 112 (Act. nat. cur. Bd. XV).

Fig. 6. Zwei ausgedehntere Querschnitte. Entsprechende Stellen wie in Fig. 5, einer 101 cm unter dem Vegetationskegel gelegenen Stammscheibe entnommen. Vergr. 2.

Fig. 7. Das halbierte untere Stammende mit Wurzeln, auf $^1/_6$ Größe verkleinert.

Fig. 8. Ein peripherisches Stück aus dem unteren Teile des Stammes, den Gefäßbündelverlauf zeigend, im radialen Längsschnitt. Nat. Größe.

Fig. 9. Ein schwacher Neubildungsherd im Pericykel eines älteren Stammteils. Radiale Anordnung nicht vorhanden, drei junge Gefäßbündel den älteren, unten im Bilde, hinzugefügt; in den äußeren Teilen des Meristems, oben im Bilde, Anlagen von Vasalsträngen, in welchen das bereits gesonderte Gefäß als kleiner Kreis zu erkennen ist. Vergr. 20.

Fig. 10. Ein kräftiger Neubildungsherd im Pericykel eines älteren Stammteils, in seiner Peripherie die radiale Zellanordnung zeigend. Nur Vasalstränge wurden hier hinzugefügt; in den jüngsten die Gefäße als kleine Kreise kenntlich. Nach der Rindenseite Grundgewebe und Sklerenchymfaserstränge neu erzeugt. Vergr. 15.

Tafel IV.

Fig. 11. Querschnitt aus der Peripherie eines unteren Stammteils, in seiner Mitte eine meristematische Neubildung im Pericykel zeigend. In dieser, wie in den folgenden Figuren bis 15, die Rinde nach oben orientiert. Vergr. $7^1/_2$.

Fig. 12. Eine Meristempartie aus Fig. 11, die radiale Anordnung der Zellen und die Anlage eines Vasalstrangs zeigend. Vergr. 400.

Fig. 13. Eine Meristempartie aus Fig. 11, Ergänzung des Rindengewebes mit Anlage von zwei Sklerenchymfasersträngen, von denen der weiter nach rechts gelegene wenigerzellig ist. Vergr. 400.

Fig. 14. Unterer Rand einer Zuwachsstelle mit den einwärts einbiegenden Vasalstrangenden. Vergr. 15.

Fig. 15. Ein älterer Vasalstrang im Querschnitt. Die durchbrochene Querwand des einzigen großen Gefäßes zu sehen. Dieses umgeben von Belegzellen. An diese grenzende Sklerenchymfasern noch unverdickt. Vergr. 400.

Fig. 16. Tangentialer Längsschnitt aus der Peripherie des Zentralzylinders mit Anschluß der Ergänzungsbündel. Vergr. $2^1/_2$.

Fig. 17—26. *Pandanus utilis.*

Fig. 17. Ein Keil aus dem Stamm in 1,7 m Höhe, nach einer retouchierten Photographie. Nat. Größe.

Fig. 18. Stück der linken Seite dieses Keils. Äußerer Teil. Die Zuwachszone in beiden Figuren dunkel. Nat. Größe.

Tafel V.

Fig. 19. Querschnitt aus der Zuwachszone des in Fig. 17 dargestellten Stammstücks; die Neubildung von Gefäßanlagen ist vollendet. Vergr. 15.

Fig. 20. Radialer Längsschnitt mit der Zuwachszone von Fig. 18. Vergr. $2^1/_2$.

Fig. 21. Die Anschlüsse der Zuwachsbündel. Nat. Größe.

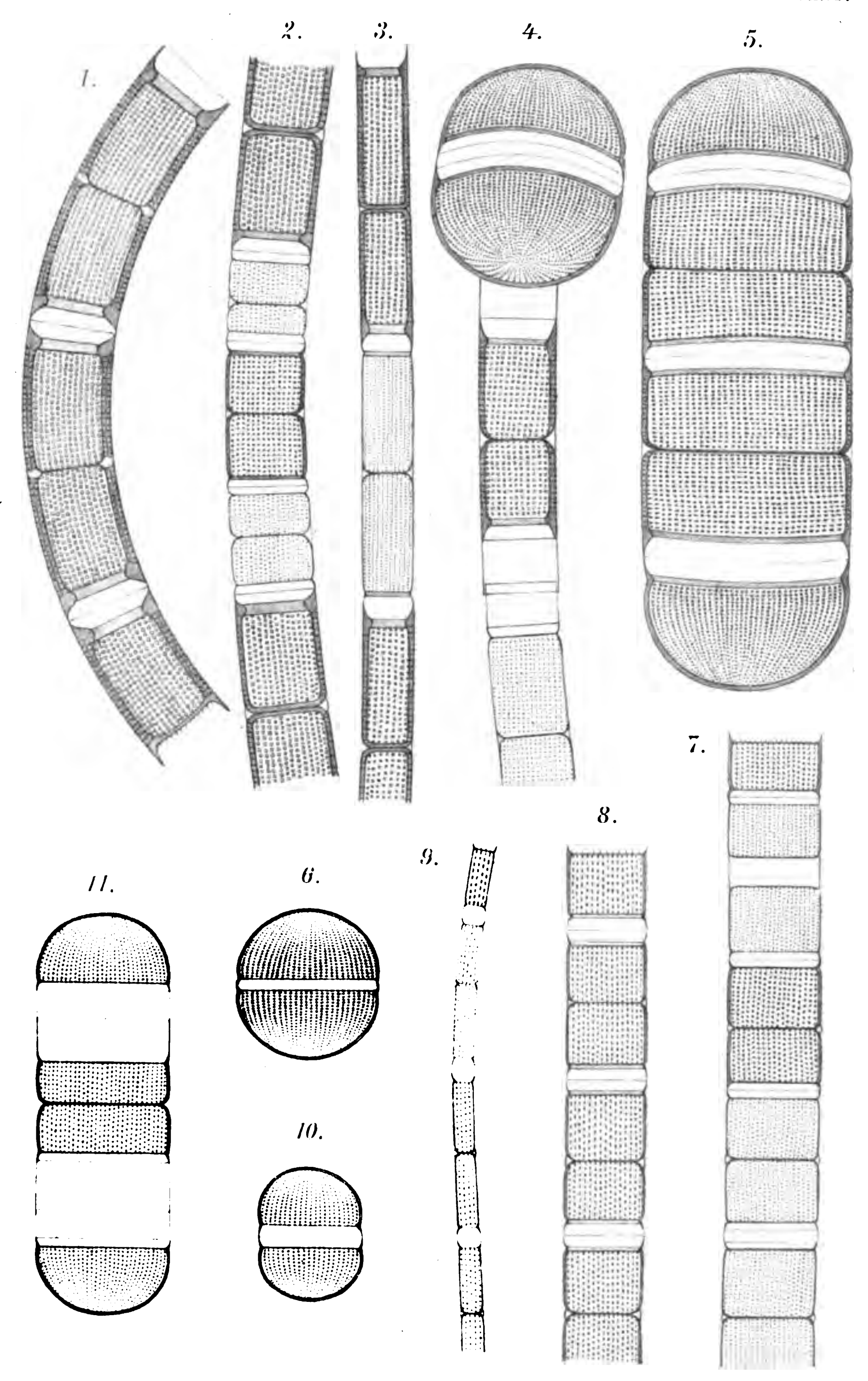
Fig. 22. In Tätigkeit befindliche Zuwachsstelle mit Reihenmeristem. Vergr. 20.

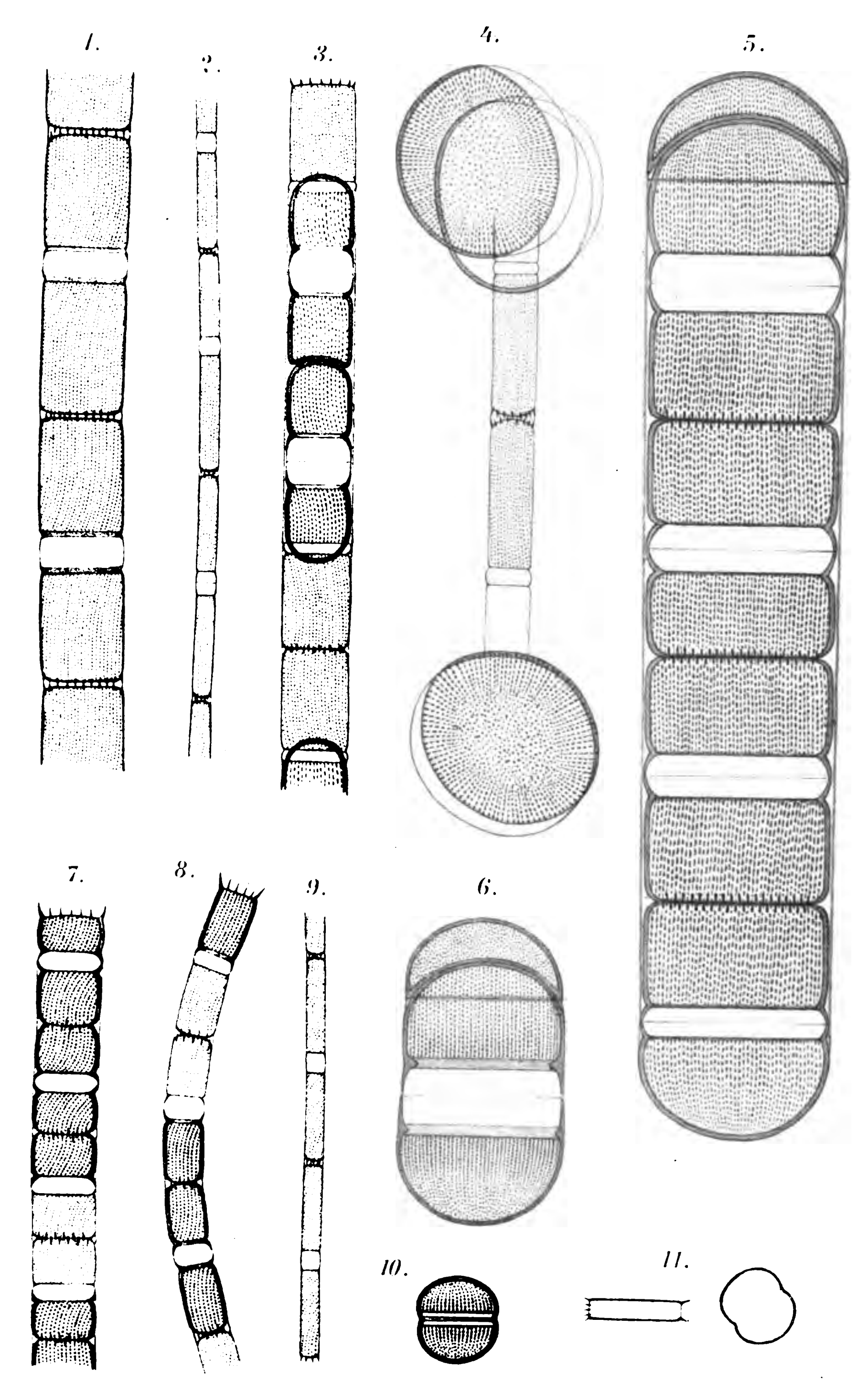
Fig. 23. Korkzellreihen aus dem Periderm des Stammes, die Schichtenänderung zeigend. Die Peripherie des Stammes lag nach oben zu im Bilde. Vergr. 93.

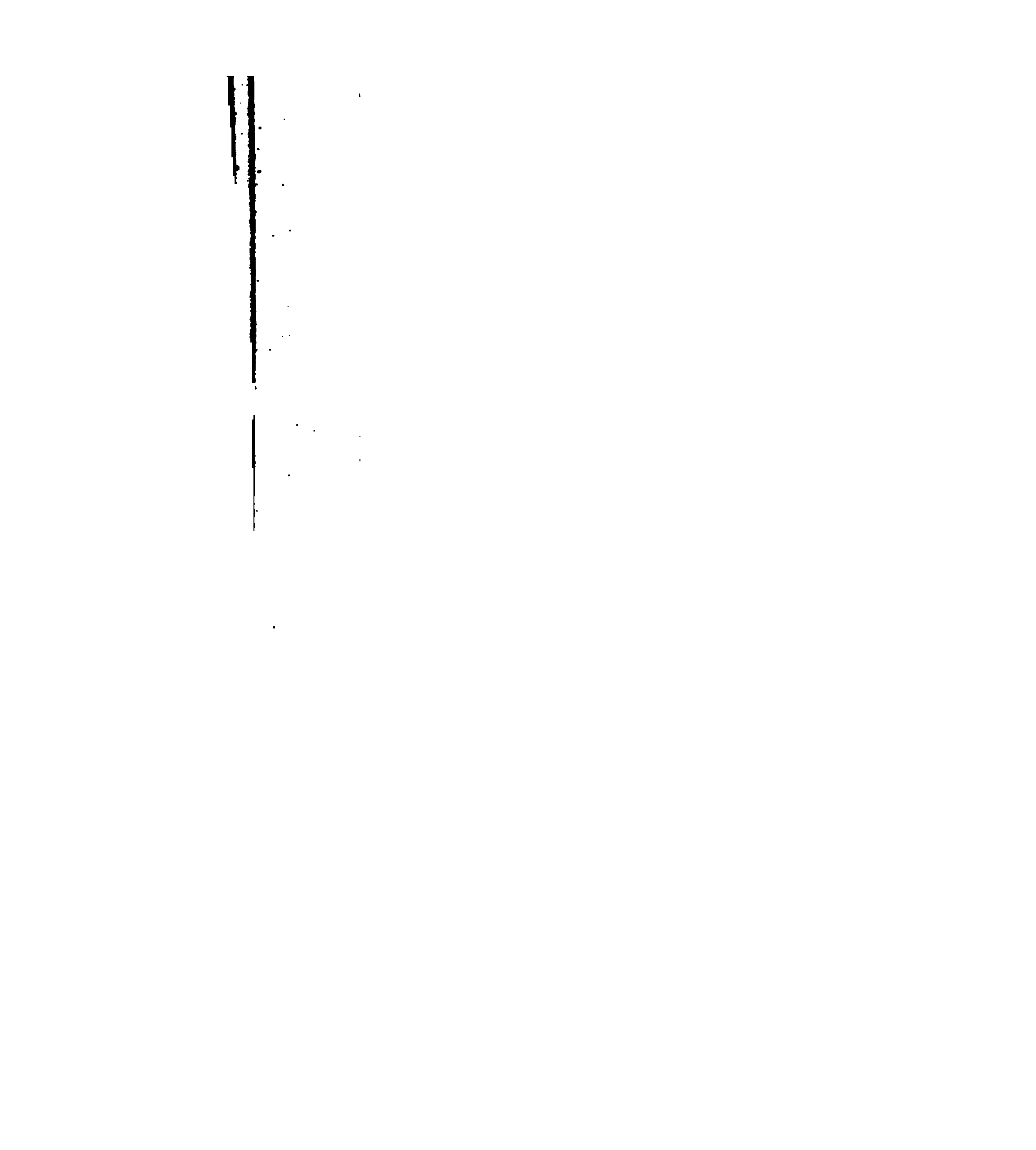
Fig. 24. Stammscheitel in medianem Längsschnitt in $^1/_3$ Größe.

Fig. 25. Mittlerer Teil eines Stammscheitels mit Vegetationskegel. Vergr. 15.

Fig. 26. Querschnitt durch den Stammscheitel in der Höhe des Vegetationskegels. Gefäßbündel nach diesem und nächst tieferen Querschnitten eingetragen. Vergr. $3^1/_2$.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.





Ed. Strasburger del.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin.



Preis dieses Heftes für Abonnenten . . . 7 Mk. 40 Pfg.,
für den Einzelverkauf 9 Mk. 25 Pfg.



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

---

Dreiundvierzigster Band. Erstes Heft.

Mit 2 lithographierten Tafeln und 6 Textfiguren.

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1906

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Seite

Siegfried Simon. Untersuchungen über das Verhalten einiger Wachstumsfunktionen sowie der Atmungstätigkeit der Holzgewächse während der Ruheperiode. Mit 1 Textfigur 1

Otto Müller. Pleomorphismus, Auxosporen und Dauersporen bei *Melosira*-Arten. Mit Tafel I und II und 3 Textfiguren 49

Ernst Pringsheim. Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen 89

Friedrich Czapek. Die Wirkung verschiedener Neigungslagen auf den Geotropismus parallelotroper Organe. Mit 2 Textfiguren 145

Ausgegeben im Mai 1906.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen zumeist 4 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen; jedoch werden bei umfangreicheren Abhandlungen nur 4 Bogen honoriert. Bei Dissertationen wird kein Honorar gewährt. Den Autoren werden 25 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 13 Pfg.,

für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,

für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.

Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag sowie Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

'erlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin SW 11
Dessauerstrasse 29

onographia Uredinearum

seu specierum omnium ad hunc usque diem descriptio et adumbratio systematica auctoribus P. et H. Sydow. Volumen I: Genus Puccinia. Cum XLV tabulis. Geheftet 75 Mk.

Die Ausgabe des Werkes erfolgt in zwanglosen Lieferungen von 12 bis 15 Druckbogen. Circa 60 Druckbogen bilden einen Band. — Der Subskriptionspreis des Druckbogens beträgt eine Mark; nach Vollendung eines Bandes wird der Preis für denselben erhöht.

„. . . . Die Verfasser haben sich die große Aufgabe gestellt, eine vollständige Darstellung der sämtlichen bis heute bekannten Uredineen zu geben. Es wird den Verfassern die Anerkennung nicht versagt werden, daß sie eine Arbeit in die Hand genommen haben, die nicht nur den Uredineenforschern, sondern allen Mykologen gute Dienste leisten wird."

Ed. Fischer in Botan. Zeitung.

ie wirtswechselnden Rostpilze.

Versuch einer Gesamtdarstellung ihrer biologischen Verhältnisse von Prof. Dr. L. Klebahn. Mit 8 Tafeln. Geheftet 20 Mk., solid gebunden 23 Mk.

Das Werk gibt in zusammenhängender übersichtlicher Darstellung ein ...mtbild vom gegenwärtigen Stande der Biologie der Rostpilze.

ie Beschädigung der Vegetation durch Rauch.

Handbuch zur Erkennung und Beurteilung von Rauchschäden von Dr. E. Haselhoff, Vorsteher der landwirtschaftlichen Versuchsstation in Marburg i. H., und Prof. Dr. G. Lindau, Privatdozent der Botanik und Kustos am Kgl. Botanischen Garten in Berlin. Mit 27 Textabbildungen. Groß-Oktav. Broschiert 10 Mk., gebunden 11 Mk.

Das Werk faßt in grundlegender Weise die bis jetzt gewonnenen Erfahrungen über die Einwirkung der Rauchgase auf die Vegetation zusammen, gibt zahlreiche eigene Beobachtungen, wissenschaftliche Versuche der Verfasser wieder und ergänzt vor allem die einschlägigen Fragen nach der botanischen Seite.

ses Heftes für Abonnenten . . . 7 Mk. 50 Pfg.,
für den Einzelverkauf 9 Mk. 40 Pfg.

JAHRBÜCHER

für

issenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**
fessor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Dreiundvierzigster Band. Zweites Heft.
Mit einer Kurve im Text und 40 Textfiguren.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1906

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an
sor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Seite

Alexander Artari. Der Einfluß der Konzentrationen der Nährlösungen auf die Entwicklung einiger grüner Algen. II. Mit einer Kurve im Text 177

Hans Kniep. Untersuchungen über die Chemotaxis von Bakterien 215

Hermann Bücher. Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Mit 40 Abbildungen im Text 271

Ausgegeben im August 1906.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen zumeist 4 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen; jedoch werden bei umfangreicheren Abhandlungen nur 4 Bogen honoriert. Bei Dissertationen wird kein Honorar gewährt. Den Autoren werden 25 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 13 Pfg.,
für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,
für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.
Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag sowie Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Preis dieses Heftes für Abonnenten . . . 5 Mk. 40 Pfg.,
für den Einzelverkauf 6 Mk. 75 Pfg.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Dreiundvierzigster Band. Drittes Heft.

Mit 3 Textfiguren.

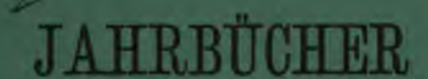
Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1906

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an

Preis dieses Heftes für Abonnenten . . . 7 Mk. 50 Pfg.,
für den Einzelverkauf 9 Mk. 40 Pfg.



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik



Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**
Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Dreiundvierzigster Band. Viertes Heft.
Mit 3 lithographierten Tafeln und 35 Textfiguren.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1906

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an **Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 11,**

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Seite

B. Němec, Die Symmetrieverhältnisse und Wachstumsrichtungen einiger Laubmoose. Mit 33 Textfiguren 501

Eduard Strasburger, Über die Verdickungsweise der Stämme von Palmen und Schraubenbäumen. Mit 3 Tafeln 580

Ausgegeben im Dezember 1906.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen zumeist 4 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen; jedoch werden bei umfangreicheren Abhandlungen nur 4 Bogen honoriert. Bei Dissertationen wird kein Honorar gewährt. Den Autoren werden 25 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 13 Pfg.,
für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,
für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.
Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag sowie Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.
